

LA DYNAMIQUE DE L'AZOTE

DANS LES

SOLS HYDROMORPHES

par Mme S. F E R I G A U D

15 FEV. 1963



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546608_0015

LA DYNAMIQUE DE L'AZOTE DANS LES SOLS

HYDROMORPHES

I - INTRODUCTION

II - RAPPEL DES CONDITIONS DE MILIEU CREEES PAR L'HYDROMORPHIE

Air
Structure du Sol
pH
Facteurs secondaires

III - L'AZOTE DANS LE SOL

A - Rappel de notions de base

B - Les différentes phases du cycle de l'azote dans les conditions d'hydromorphie

1 - Minéralisation et Protéosynthèse microbienne,

pH et niveau chimique
déficit d'aération et excès d'eau
Humidité (eau non saturante)
travaux personnels

2 - Les pertes d'Azote

adsorption de l'ion NH_4^+
dénitrification

3 - Les Gains de l'Azote

fixation non symbiotique
fixation symbiotique

IV - L'AZOTE DANS LA PLANTE

A - Influence d'un déficit d'aération et d'un excès d'eau

B - Influence de la sécheresse et de la température

C - Influence de la structure du sol

V - SYNTHESE : LE SOL ET LA PLANTE EN CONDITIONS D'HYDROMORPHIE.



LA DYNAMIQUE DE L'AZOTE DANS LES SOLS

HYDROMORPHES

INTRODUCTION

Le terme d'hydromorphie est à entendre ici dans son sens agronomique, le plus large : on appelle un sol "hydromorphe" un sol soumis à un régime d'excès d'eau, au moins pendant une partie de l'année; la période d'ennoyage peut être plus ou moins longue, mais doit affecter le comportement du sol et de la plante.

Quelles que soient son origine et ses variantes, l'hydromorphie crée des conditions de milieu spéciales caractéristiques. Il est logique d'en attendre des répercussions sur la dynamique de l'azote, elle-même étroitement soumise aux facteurs ambiants.

C'est le problème de l'Azote dans les sols hydromorphes qui fait l'objet de la présente mise au point bibliographique, complétée, sur certains points limités, par quelques observations et résultats personnels.

Un rappel des conditions de milieu créées par l'hydromorphie sert d'introduction indispensable à l'étude qui suit. Celle-ci, qui porte essentiellement sur l'azote dans le sol lui-même, traite successivement des différentes phases du cycle de l'azote dans ces conditions spécifiques; minéralisation et protéosynthèse microbienne, fixation et dénitrification; les voies secondaires, adsorption d'ammoniac, fixation symbiotique et non symbiotique, etc... ne sont qu'effleurées pour mémoire.

Mais l'aspect agronomique du problème ne permet pas de négliger le facteur plante tout au moins dans ses rapports avec le sol; il n'est pas question ici d'entrer dans le détail des mécanismes intimes des processus physiologiques en dehors de notre compétence, mais simplement de préciser globalement et très succinctement les conséquences des conditions de milieu particulières à l'hydromorphie sur la croissance de la plante et la nutrition azotée. Une synthèse d'ensemble sur les relations sol-plante peut alors être présentée en dernière partie.

°
° °

Le sujet traité ne semble pas avoir fait l'objet de mises au point antérieures. Il doit faire état de résultats obtenus à propos de travaux les plus variés se rattachant à l'azote. La compréhension de l'ensemble du problème demande souvent le rappel de données très classiques sur certains points particuliers, mais les développements historiques s'y rapportant ont

été délibérément supprimés, remplacés dans le texte par un simple renvoi à un ouvrage de synthèse.

II - RAPPEL DES CONDITIONS DE MILIEU CREEES PAR L'HYDROMORPHIE

1°) LES DEUX TYPES D'HYDROMORPHIE

Rappelons qu'il existe deux types fondamentaux d'hydromorphie : l'hydromorphie permanente et l'hydromorphie temporaire.

Le premier type correspond à un ennoyage permanent (bordures de rivière, talwegs marécageux, etc...). Sur le plan agricole, il ne présente d'intérêt qu'en cas d'assainissement général du bassin.

Le deuxième type couvre par contre des superficies exploitables importantes, correspondant soit à des cultures de type spécial (rizières), soit surtout des cultures traditionnelles rendues difficiles précisément par cet excès d'eau. Ce sont elles qui posent un problème pratique réel.

2°) LES CONDITIONS DE MILIEU CORRESPONDANTES

a) Hydromorphie permanente

Si l'on fait abstraction des discussions possibles sur l'origine de l'eau et par conséquent son aération, on peut admettre que l'hydromorphie permanente correspond au cas simple et relativement bien défini d'anaérobiose presque totale et constante dans le temps.

Ces conditions d'anaérobiose continue aboutissent à l'existence d'une flore microbienne adaptée qui provoque par la perte totale de la cellulose et la conservation de la lignine, la formation d'un type d'humus particulier, à C/N élevé, la tourbe (consulter DUCHAUFOUR 1960). L'aménagement des tourbières pose surtout des problèmes d'ordre physique, celui de l'azote est accessoire : il ne sera pas traité ici.

Aux sols à hydromorphie permanente, on peut assimiler les sols à plan d'eau très élevé, non fluctuant, où l'anaérobiose n'est plus totale puisqu'il existe une tranche de sol plus ou moins ressuyée.

b) Hydromorphie temporaire

Le cas de l'hydromorphie temporaire est beaucoup plus complexe; il met en jeu plusieurs types de facteurs agissant en interaction étroite et subissant eux-mêmes des fluctuations importantes au cours du temps.

AERATION =====

Par définition, l'hydromorphie temporaire sous-entend des conditions alternées d'ennoyage et de ressuyage.

En fait, ces notions simples sont très difficiles à appliquer au sol dont l'aération est une caractéristique fluctuante dans le temps et dans l'espace. Nous allons en montrer succinctement la complexité dans le cas de l'hydromorphie temporaire.

1° - en période d'ennoyage

L'aération globale du sol est la résultante des caractéristiques variables suivantes :

- quantité d'oxygène.

Celui-ci semble disparaître rapidement après ennoyage (SCOTT EVANS, 1955) toutefois, s'il y a un drain, même lent, il existerait une certaine possibilité de diffusion d'oxygène dissous dans la masse à partir des couches en contact de l'atmosphère (AOMINE, 1962);

- quantité de CO_2

La respiration des racines et l'activité des germes hétérotrophes se trouvant altérées par des conditions brutales d'anaérobiose (voir chapitres ultérieurs) l'excrétion globale de CO_2 est diminuée (ouvrage de synthèse : POCHON de BARJAC, 1958, p. 62).

- conditions réductrices

Le potentiel d'oxydoréduction est sans rapport avec la quantité d'oxygène dissous : c'est surtout la présence de matière organique fermentescible qui rend le milieu réducteur : ainsi, comme le montre ANDREASEN (1952), une argile ennoyée ne présence de tourbe (non fermentescible) garde un potentiel de 177 mv; avec fumier, le potentiel tombe à - 198 mv. L'amidon permettrait même de descendre à - 300 mv en quelques jours (KAUFFMANN BOCQUEL et al. 1956).

Ces conditions réductrices sont les conséquences d'un proces-

sus microbien; elles sont donc sous la dépendance de la "richesse bactérienne" du milieu (KARBACH, 1961) et des autres facteurs ambiants pH et température : en-dessous de pH 4,2, incompatible avec le développement des bactéries, l'addition d'amidon n'aurait plus d'effet sur le potentiel (KAUFFMAN et al. précédemment cités). Le potentiel redox des rizières tombe à - 200, - 250 mv quand il fait chaud (SHARAPOV (1960)).

Les systèmes oxydo-réducteurs présents dans le sol entrent également en jeu. Pour JEFFERY (1961) les mesures du rH dans les sols, trop entachées d'erreurs, ne donneraient même pas d'indication sur le niveau de réduction, mais seulement une estimation valable des deux états du fer dans le sol. L'addition de nitrates qui sert d'accepteur d'hydrogène - permettrait d'élever et de maintenir le potentiel redox d'un sol ennoyé aux environs de la neutralité (SHALVEHET-ZWERMANN, 1958).

°
° °

La variation des différents facteurs, même naturels, à l'intérieur d'un profil crée des conditions de milieu très différentes d'un niveau à l'autre : la couche labourée, par ses composantes, matière organique, richesse bactérienne, etc.... est plus affectée par l'ennoyage que les horizons profonds; ceux-ci peuvent même rester "oxydants" sous excès d'eau superficiel (AOMINE, 1962). La chute de potentiel peut être importante en surface dans les heures qui suivent la sursaturation et atteindre -300 mV, mais un équilibre s'installe rapidement et les valeurs du potentiel peuvent redevenir positives après deux ou trois jours (KAUFMANN, BOCQUEL, al. 1956 déjà cité). Toutes ces remarques tendent à montrer à quel point les conditions réductrices sous ennoyage sont très variables et mal définies.

2° - en période de ressuyage

De façon générale, l'aération d'un sol ressuyé est très difficile à caractériser par des paramètres ayant une signification biologique (voir BYRON-SHAW 1952, article de RUSSEL) :

- l'importance relative du CO_2 dans le sol, normalement supérieure à celle dans l'atmosphère, est en fait extrêmement variable avec l'intensité respiratoire des plantes et des microorganismes : les teneurs en CO_2 varieraient de 0,5 à 2,5 % (en volume) dans un sol au cours de l'année (LUTHIN 1957 p. 466), elles pourraient même atteindre 6% (RUSSEL 1952).

- la composition de l'atmosphère du sol est variable avec la profondeur du profil, le rapport CO_2/O_2 augmentant avec la profondeur (voir les graphiques de RUSSEL 1952 p. 341 - BLACKS 1957 p. 90). Elle est variable en une zone donnée avec la proximité plus ou moins grande des racines.

- les solubilités différentes de l'oxygène et du gaz carbonique dans l'eau, leur diffusion beaucoup plus lente à l'état dissous qu'à l'état gazeux font que la phase gazeuse et la phase liquide dans le sol n'ont pas les mêmes teneurs en O_2 et CO_2 , variables d'ailleurs avec la température. Pour une composition gazeuse donnée dans le sol, la quantité d'oxygène accessible aux racines est finalement plus faible et celle de CO_2 plus forte que celle d'une solution à l'intérieur de laquelle barboterait un mélange gazeux de même composition (voir BLACK 1957, p. 93 à 95). C'est la raison pour laquelle l'expérimentation sur des processus qui mettent en jeu le facteur "aération" est extrêmement difficile et aboutit, comme on le verra précisément pour l'azote, à des résultats souvent contradictoires.

- ces conditions globales d'aération sont sous la dépendance des possibilités de diffusion gazeuse : celles-ci sont liées d'une part à l'humidité du sol, d'autre part à la texture plus ou moins grossière et surtout à sa structure (consulter RUSSEL, p. 345, 1952). L'aération globale d'un sol dépend de sa microstructure à chaque niveau mais une dimension optimale des agrégats reste impossible à préciser (CURRIE 1961).

3° - au cours du ressuyage proprement dit

Deux facteurs principaux entrant en jeu, interviennent dans l'aération d'un sol en cours de ressuyage, la stabilité de la structure et la "résistance" du sol aux variations de potentiel :

- en sol instable à l'eau, la capacité au champ n'est pas définie avec précision (FEODOROFF, 1961) et le ressuyage est très lent. Pendant cette période l'aération du sol est critique; certains auteurs se servent d'ailleurs de la "perméabilité à l'air à la capacité au champ" comme critère de la structure d'un sol (KIRKHAM, de BOODT, de LEENHERR, 1958).

- de façon générale, une sorte de "résistance" des sols aux changements de potentiel paraît être constatée; le sol se réoxyde lentement après ressuyage même lorsqu'on crée un barbotage artificiel d'oxygène à travers sa masse (SCOTT, EVANS, 1955); les effets de l'ennoyage se prolongent donc longtemps; cette "résistance" serait plus grande dans les horizons superficiels qu'en profondeur (FLAIG, SCHARER, JUDEL - 1955).

STRUCTURE DU SOL =====

Un ennoyage prolongé du sol a pour conséquence la dégradation plus ou moins prononcée de sa structure et surtout une diminution de sa stabilité (MAYMARD, COMBEAU, 1960 - KITA-KAMAGUCHI, 1960).

En conséquence, les sols hydromorphes sont souvent des sols compacts et mal aérés pendant toute la période de ressuyage (voir paragraphe ci-dessus). Lorsque le sol est bien "ressuyé" il se présente sous un aspect compacté "gâché" ("puddling" des Américains). Si l'horizon est à dominante sableuse, sa capacité en eau et par conséquent sa microporosité restent peu élevées; la macroporosité peut être alors relativement importante (*), mais il n'est pas possible d'affirmer à priori que l'aération d'un tel sol, ressuyé, est la même que celle d'un sol sain de même macroporosité. Ce problème de l'aération des sols instables à l'eau n'a pas fait l'objet, à notre connaissance, de mesures particulières.

P H =====

L'ennoyage temporaire se répercute de deux façons sur le pH des sols.

1.- les sols soumis à un régime d'excès d'eau correspondent sous nos climats à des secteurs où l'agriculture reste extensive. La plupart, peu exploités, sont donc acides, prédisposés d'ailleurs à cette acidité par la nature du matériau originel.

2.- l'alternance des conditions d'ennoyage et de dessiccation entraîne des variations de pH importantes et rapides, en relation avec le potentiel redox du sol et plus particulièrement avec l'état momentané plus ou moins oxydé de certaines substances : soufre, fer, manganèse, ions métalliques divers à valeur variable avec le degré d'aération (consulter RUSSEL, p. 100, 1952). En l'absence de matière organique facilement fermentescible, l'ennoyage provoque une augmentation de pH, avec un équilibre lent à s'établir (RODRIGO POLLARD, 1962); la dessiccation entraînerait par contre une baisse de pH rapide, de 0,5 à 1 unité, qui pourrait atteindre 3 unités dans le cas de sols sulfureux (RUSSEL, 1952). Les mesures classiques de pH sur échantillons de terre fine préalablement séchés à l'air ne reflètent

(*) S. PERIGAUD - 1ère Thèse -

pas le pH réel du sol hydromorphe en place.

FACTEURS SECONDAIRES

=====

Nous retiendrons 4 caractéristiques secondaires des sols à hydromorphie temporaire :

1. - température : gorgés d'eau, ces sols se réchauffent très lentement pendant la période de ressuyage à la sortie de l'hiver.

2. - niveau chimique : l'ennoyage prolongé facilite la solubilisation de l'acide phosphorique dont l'entrafnement progressif vers la profondeur contribue à appauvrir considérablement le milieu. (MAC GREGOR, 1953 - GASSER, BLOOM FIELD 1955 - LUTHIN 1957 p. 521). Parallèlement, ces sols difficilement cultivables sont mal entretenus, peu fertilisés; une hydromorphie accentuée a souvent pour conséquence une pauvreté chimique marquée.

3. - rapport C/N de l'humus : A la différence de l'hydromorphie permanente, l'hydromorphie temporaire entraîne la succession de deux faunes différentes, avec enkystement des organismes pendant la période défavorable. L'activité biologique plus poussée que dans les tourbes aboutit ainsi sous forêt à la formation d'un autre type d'humus, l'Anmoor dont le rapport C/N $\neq$ 20 est encore supérieur à celui d'un sol normalement aéré. (DUCHAUFOR, 1960).

Les sols à hydromorphie temporaire non ou peu cultivés n'ont donc pas un humus ni un peuplement microbien de sol sain (POCHON, PLAISANCE, de BARJAC 1958).

4. - Humidité du sol en période d'aérobiose. Les sols engorgés d'eau pendant la période pluvieuse correspondent à des profils stratifiés; au minimum, c'est une hétérogénéité de structure que l'on rencontre, provoquée par la gleyfication de certains horizons, et accusée sous culture par un enracinement quiarêté par l'excès d'eau et la compacité, reste superficiel. Les sols à hydromorphie temporaire sont donc finalement des sols "très secs", leur humidité descendant couramment au-dessous du point de flétrissement permanent dans la couche labourée.

A la période d'ennoyage et de leur ressuyage succède dont une phase de dessèchement rapide et très poussée.

CONCLUSION

=====

Les sols hydromorphes créent des conditions de milieu caractéristiques. L'aération apparaît comme le facteur primordial.

Dans les sols à hydromorphie permanente, on tend, sauf exception, vers l'anaérobiose presque totale et constante. L'hydromorphie temporaire provoque au contraire des alternances d'aérobiose et d'anaérobiose qui s'accompagnent de variations de potentiels redox et de pH et généralement d'une dessiccation très poussée de la couche labourée.

Au cours des deux phases, aérobie et anaérobie, les autres conditions de milieu, interviennent : pH, richesse en matières organiques, stabilité de la structure, niveau chimique, nature de l'humus, etc... Le passage de l'une à l'autre est particulièrement mal défini, d'autant plus lent et ambigu que la structure du sol est moins stable.

Ce sont ces conditions particulières qui se répercutent sur la dynamique de l'azote.

II. - L'AZOTE DANS LE SOL

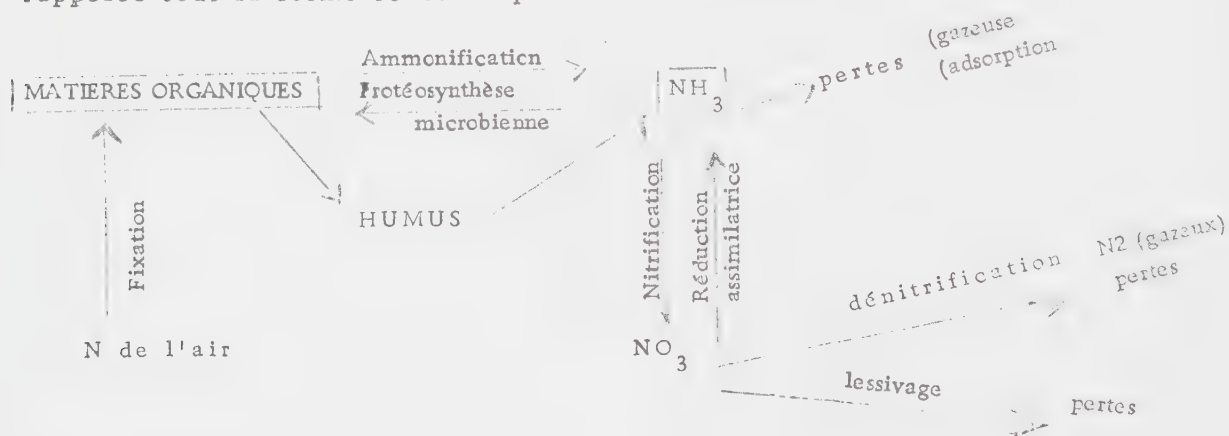
=====

Un rappel sommaire des notions de base paraît indispensable. Les différentes phases du cycle de l'azote dans les conditions spéciales de l'hydromorphie seront ensuite traitées.

A. - RAPPEL DES NOTIONS DE BASE

1. - L'évolution biochimique de l'azote

L'évolution biochimique de l'azote peut être sommairement : rappelée sous la forme schématique suivante :



L'activité microbienne se traduit , d'une part par la décomposition des matières organiques, d'autre part, par l'assimilation et la synthèse protoplasmique. Par la minéralisation, les matières protéiques fraîches sont transformées en ammoniacque et éventuellement en nitrates. Le premier stade, celui de l'ammonification, est réalisé par des germes hétérotrophes, le deuxième, nitrification, puis nitratisation dépend des autotrophes (WAKSMANN 1931 - POCHON de BARJAC , 1958). L'absorption de l'azote par les microorganismes se fait préférentiellement sous forme ammoniacale (BOISCHOT SYLVESTRE, 1951), les formes nitriques sont utilisables en l'absence de NH_4 et exigent avant leur utilisation une réduction préalable en ammoniacque (pour le mécanisme de cette réduction, consulter BURRIS, 1959).

De travaux relativement récents, il ressort que l'ammonification des matières organiques et la protéosynthèse microbienne sont simultanées. Cette dernière entraîne une "réorganisation" plus ou moins intense de l'azote minéral sous une forme organique facilement minéralisable (travaux de SYLVESTRE - BOISCHOT, 1953 - JANSSON , 1958 - LEFEVRE-HIROUX, 1958, et 1960, HEBERT , 1960). Cette réorganisation permet le stockage de l'azote mais peut aussi entrer en compétition avec les végétaux supérieurs (mise au point BOISCHOT, 1960).

2. - Les conditions de milieu

Les nombreux organismes présents dans le sol ont des besoins spécifiques plus ou moins stricts. Les mêmes facteurs interviennent avec des limites différentes, sur les différents germes et leur activité fonctionnelle.

a) facteur énergétique

Comme on le trouve déjà exprimé dans le traité de WAKSMANN (1931), les transformations de l'azote dans le sol sont sous la dépendance du rapport énergie disponible sur azote présent. C'est ce rapport qui régit l'équilibre entre ammonification et protéosynthèse microbienne : un rapport C/N élevé de la matière organique fraîche favorise la réorganisation.

b) aération

Gaz carbonique et oxygène sont tous deux indispensables à la vie microbienne, le premier aux bactéries hétérotrophes, le second dans tous les phénomènes d'oxydation. La distinction très ancienne entre germes aérobies et anaérobies est depuis longtemps dépassée (WAKSMANN (1931); les processus d'oxydo-réduction expliquent des réactions oxydatives en l'absence d'oxygène libre, des "associations microbiennes" rendent inversement possible l'existence d'anaérobies obligatoires en présence d'oxygène.

Quoiqu'il en soit, la quantité d'énergie libérée par les phénomènes d'oxydation étant beaucoup plus élevée que celle des réactions de décomposition en anaérobiose, les quantités de matières utilisées dans ces derniers processus sont beaucoup plus importantes que dans les premiers pour libérer les mêmes quantités de chaleur (WAKSMANN). On conçoit donc que l'aération du milieu oriente le métabolisme microbien.

c - Autres facteurs (voir POCHON de BARJAC, 1958)

- pH : l'acidité n'est pas favorable aux bactéries et surtout aux autotrophes.
- humidité : elle joue surtout à ses extrêmes de saturation ou de sécheresse intense.
- température : l'activité microbienne est très ralentie au-dessous de 10°. C'est la température du sol lui-même qui intervient en relation avec sa texture et sa structure.
- éléments nutritifs, minéraux et organiques : l'activité biologique des sols est fonction de leur richesse chimique P K et de leur teneur en N.

3. - Conséquence

Les conditions de milieu spécifiques de l'hydromorphie apparaissent comme un cas particulier des conditions générales susceptibles d'intervenir dans le métabolisme microbien. Il est donc normal de trouver dans les sols hydromorphes une dynamique de l'azote caractéristique.

B. - LES DIFFERENTES PHASES DU CYCLE DE L'AZOTE DANS LES CONDITIONS D'HYDROMORPHIE. -

Les possibilités d'emploi de l'azote lourd et du C¹⁴ ont permis, sensiblement depuis 1950, de mieux suivre le devenir de l'azote du sol, de saisir la complexité du problème et d'expliquer souvent les données contradictoires qui avaient été précédemment recueillies.

Dans les pages qui viennent sont traitées successivement minéralisation et protéosynthèse microbienne, pertes et gains d'azote.

I. - MINERALISATION ET PROTEOSYNTHESE MICROBIENNE

Nous allons présenter successivement l'influence des facteurs caractéristiques de l'hydromorphie sur la minéralisation et la protéosynthèse microbienne. Bien que le pH et le niveau chimique paraissent a priori moins spécifiques que les autres conditions de milieu et par conséquent secondaires dans le cas présent, ils entrent constamment en interaction avec les autres facteurs : c'est la raison pour laquelle ils se trouvent ci-dessous en tête de l'énumération. Nous traiterons ensuite de l'aération et de l'humidité. Dans un dernier paragraphe, nous présenterons les résultats de quelques essais personnels sur ce problème.

1°/ Influence du pH et du niveau chimique

pH

=== Le pH influe sur le type d'organismes présents, l'acidité favorable aux champignons est nocive à certaines bactéries notamment au nitrobacter (consulter POCHON de BARJAC, 1958 p. 54).

L'ammonification à laquelle participent de nombreux organismes n'est donc pas affectée par les pH extrêmes (consulter MARTIN A.E. 1962 synthèse). Tout au plus constate-t-on souvent une minéralisation plus lente en sol acide qu'en sol calcaire.

La nitrification impossible en solution acide, peut être vigoureuse dans les sols jusqu'à des pH relativement bas (WINOGRADSKY 1949). La vitesse et l'intensité de cette nitrification sont beaucoup plus fonction de la quantité d'azote total présente que du pH du sol (Deane WEBER - GAINES 1962). L'oxydation des sels ammoniacaux est toutefois difficile lorsque ceux-ci proviennent d'apports incorporés au sol (HILTBORD - ADAMS 1962)

L'acidité d'un sol peut cependant favoriser quelques pertes d'azote sous forme gazeuse (N_2 ou NO), dites "dénitrification aérobie".

- sous forme N_2 : réaction chimique entre nitrites et ammoniac ou acides aminés, possible en solutions très acides (ALLISON-DOETCH 1952), et seulement en présence de fortes quantités des deux réactifs (SMITH, CLARK 1960) et de matière organique (CLARK, BEARD, 1960). Pratiquement cette réaction est exceptionnelle dans les sols (WIJLER, DELWICHE 1954).

- sous forme NO provenant de l'instabilité des nitrites à pH très bas et non tamponné (CLARK, BEARD, 1960). En fait, les nitrites ont une tendance à être convertis chimiquement en nitrates 3 à 4 fois plus forts qu'à réagir avec NH_4 (CLARK, BEARD, 1960) et NO est plus facilement converti en NO_3 qu'il ne s'échappe dans l'atmosphère (SMITH, CLARK, 1960). Dans ces conditions la "dénitrification aérobie" est pratiquement sans importance dans les sols acides.

Par chaulage d'un sol acide, l'activité minéralisante est augmentée, même sur sol primitivement ennoyé (ABICHANDANI, PATNAIK, 1955) nos propres essais confirment cette observation.

L'apparition de nitrites est possible et due à la transformation plus rapide de NH_3 en NO_2 que celle de NO_2 en NO_3 (CORNFIELD 1952, SAKAI 1956). Elle est évidemment en liaison avec la température (CHAPMAN, LIEBIG, 1952).

Dans les sols hydromorphes l'acidité fréquente et accentuée gêne donc la nitrification mais elle affecte peu la minéralisation et la quantité d'ammoniaque présent peut être très supérieure à celle de nitrates.

Les répercussions des variations importantes de pH, caractéristiques de l'hydromorphie temporaire, n'ont pas fait l'objet, à notre connaissance, d'études particulières.

Niveau Chimique =====

Il existe une interaction étroite entre l'activité minéralisatrice et la niveau phosphorique du milieu (consulter la synthèse présentée par MARTIN, 1962, déjà cité). La pauvreté chimique de la plupart des sols hydromorphes apparaît donc comme un facteur limitant de l'activité microbienne.

2° - Influence du déficit d'aération et de l'excès d'eau -----

La sursaturation en eau provoque la disparition de l'oxygène totale en moins de 10 jours (SCOTT - EVANS 1955). La première conséquence de l'ennoyage étant l'anaérobiose, ces deux facteurs peuvent être présentés simultanément.

L'étude expérimentale de l'influence de l'aération sur les transformations de l'azote a été menée sur solutions et sur sols en faisant varier la pression d'oxygène dans une atmosphère artificielle à laquelle sont soumis les échantillons. Les résultats variables obtenus dans les deux cas s'expliquent par les conditions expérimentales non comparables. En outre, la discontinuité "gazeuse" d'un système sol-solution et l'interaction avec sa texture et sa structure compliquent les données de façon mal définie (voir paragraphe "aération" du chapitre sur les caractéristiques des sols hydromorphes).

a) Minéralisation -----

Une synthèse bibliographique est présentée sur ce sujet par HARMSSEN et Van SHROEVEN (1955) qui citent les données contradic-

toires obtenues depuis SCHLOESSING, MUNTZ et DEHERAIN : pour certains les basses pressions d'oxygène gênent l'ammonification, pour d'autres elles ne le gênent pas.

En fait, vitesse de décomposition de la matière organique et nature des produits formés sont deux aspects distincts.

Vitesse de décomposition. D'après BROADBENT (1948) la vitesse de décomposition est proportionnelle à la pression d'oxygène, la quantité totale d'azote libéré n'est pas affectée. D'après PARR et RENZER (1959) la vitesse de décomposition est bien subordonnée à la pression partielle d'oxygène pO_2 , mais sans proportionnalité; seules les basses pressions ralentissent probablement le processus, sans d'ailleurs l'annuler.

pO_2	21%	5%	0%
(en volume)			

Quantité de matière organique
décomposée en 6 semaines

(indices)	(1)	100	85	13
-----------	-----	-----	----	----

Les travaux de GREENWOOD (1961) sur caseine en milieu saturé tendent à montrer que la décomposition de matière organique, accompagnée de protéosynthèse microbienne n'est pas inhibée par des aérations réduites. C'est seulement en anaérobiose presque totale que la décomposition est lente. Un faible pO_2 n'affecte d'ailleurs pas la minéralisation de tous les acides aminés avec la même intensité (GREENWOOD - LEES 1961).

Produits formés

Dans des conditions d'aération insuffisante la minéralisation de la matière organique aboutit à la formation de produits d'oxydation plus ou moins poussée, encore riches en énergie latente; à côté de l'ammoniaque s'accumulent des amines, des polyuronides complexes, des alcools et hydroxyacides, etc... (consulter POCHON de BARJAC page 62). La formation d'acides gras volatiles et de produits organiques solubles n'interviendrait qu'en anaérobiose presque totale (GREENWOOD 1961). De façon générale les données acquises dans ce domaine sont limitées.

(1) Chiffres calculés d'après les quantités de CO_2 formées : ce qui peut être discuté étant donnée la différence de produits formés en aérobiose et anaérobiose.

b) Protéosynthèse

En contradiction avec WAKSMANN, pour qui la protéosynthèse est moins intense en anaérobiose, BROADBENT prétendait en 1948 (ouvrage déjà cité) que l'immobilisation n'est pas affectée par la pression d'oxygène. Avec STOJANOVIC en 1952, il précise qu'en fait la réorganisation est plus faible aux très basses pressions. Une quantité très minime de N^{15} minéral introduit rentre dans la fraction organique au cours de la dénitrification en milieu anaérobie (WIJLER - DELWICH 1954). Parallèle à la minéralisation, la protéosynthèse microbienne n'est affectée que dans la mesure où la décomposition de la matière organique est elle-même entravée.

VOERHOEVEN (1956) a étudié un certain nombre d'espèces microbiennes définies et a mis en évidence qu'une pression partielle d'oxygène réduit la protéosynthèse, mais que les limites sont très variables avec l'espèce et les systèmes enzymatiques mis en jeu. Ces résultats expliquent en partie la confusion que l'on peut rencontrer dans ce domaine.

c) Nitrification

Il est connu depuis SCHLOESING que la nitrification demande l'aérobiose. Les conditions optima correspondent sensiblement à celles de l'atmosphère (20 p. cent d'oxygène en volume), mais l'activité bactérienne est peu réduite jusqu'à une teneur en oxygène de 10 p. cent (AMER BARTHOLEMEV 1951). En-dessous, les nitrates sont absents. En milieu très peu aéré, il y a donc accumulation d'ammoniaque, produit de la phase ultime de l'ammonification (WIJLER, DELWICHE, 1954).

Pour certains auteurs, l'ennoyage n'arrêterait pas la nitrification, mais les nitrates disparaissent par dénitrification simultanée : le nombre des organismes nitrifiants serait de 23 à 377 fois plus élevé dans les rizières irriguées que dans les autres (CHEN-CHOU 1961). Quoiqu'il en soit, l'ennoyage ne détruit pas les germes nitrificateurs (voir les bibliographies HARMSSEN - Van SCHROEVEN 1955).

La nitrification reste subordonnée à une série de facteurs :

1 - L'aération proprement dite : les 2 séries de germes responsables des 2 phases de l'oxydation de l'ammoniaque n'ont pas les mêmes exigences : le nitrosomonas est moins sensible au manque d'oxygène que le nitrobacter, d'où l'accumulation possible de nitrites en milieu mal aéré (SAKAI 1956);

2. - l'interaction entre le facteur air et le facteur structure;
Au cours du ressuyage d'un sol instable, la nitrification est ralentie à un niveau d'humidité inférieur au seuil "normal" et la transformation des nitrites n'est pas complète (FRAPS - STERGE 1947). La compacité du sol ressuyé serait plus défavorable à la nitrification qu'une légère sursaturation en eau : une aération forcée par travers le milieu ne compenserait pas l'effet dépressif de la compacité (FLYOD - COOK 1946)

3. - l'interférence étroite avec les autres conditions de milieu :

- température :

Les températures basses en sol humide limitent beaucoup plus la minéralisation qu'en sol sec (JOLIVET HELIAS, 1959, HEBERT, 1960). Dans les rizières, où la température est élevée, l'ammonification n'est pas arrêtée (HARMSSEN, Van SCHROEVEN, déjà cités).

- pH : l'addition de calcaire augmente la minéralisation même sous ennoyage (essais de ABICHANDANI, PATNAIK, 1955), voir précédemment paragraphe pH.)

- substances organiques associées

Les matières organiques fraîches sous excès d'eau créent des conditions réductrices traduites par un potentiel oxydoréducteur négatif (voir chapitre préalable).

Leur rapport C/N a sur leur minéralisation le même indice qu'en sol sain au début de l'ennoyage, mais les différences s'atténuent quand la minéralisation ralentit (voir les courbes p. 519 présentées par LUTHIN; 1957).

Les besoins en oxygène sont finalement variables, non seulement avec la population, mais également avec les autres conditions de milieu, ce point sera développé plus longuement à propos de la dénitrification.

3°/ Influence de la tension d'humidité dans le sol

Les teneurs en eau comprises dans la gamme des humidités utiles affectent peu la minéralisation; l'ammonification ne ralentit que lorsque l'humidité passe de 5/6 à 3/6 du point de flétrissement permanent (DOMMERGUES, 1960 - ROBINSON, 1957). Le seuil de démarrage de la minéralisation compris entre pF 4,8 et 5,2 dépend de la matière organique et du type de sol (DOMMERGUES 1960). Pour la nitrification, ce seuil est un peu plus élevé (pF 4,3 à 4,7), d'où l'accumulation de NH_4 en sol très sec.

En tout état de cause, une sécheresse excessive arrête l'activité, mais n'altère pas les germes (CALDER, 1957); le séchage à l'air a même pour effet d'accroître la minéralisation ultérieure et ceci d'autant plus que le temps de dessiccation est prolongé (BIRCH, 1960).

Les autres conditions de milieu interfèrent :

pH : les besoins en azote de la microflore sont fonction de l'espèce microbienne : les champignons, favorisés par l'acidité, sont beaucoup plus exigeants en azote que les bactéries (POCHON de BARJAC, 1958); il est donc possible que le facteur acidité joue dans ce sens et accuse la concurrence sols-plantes, dans les sols hydromorphes.

Rapport C/N de l'humus : Le rapport C/N des sols hydromorphes est plus élevé dans les sols sains (voir chapitre préalable). Cet humus n'est pas minéralisable à l'étuve (fait signalé par THOMPSON-ELIOTT 1950) confirmé par nos observations personnelles.

Ce rapport C/N assez élevé n'a pas de conséquences claires sur la dynamique de l'azote. On trouve les opinions les plus variées sur ce sujet; pour certains, il n'a aucune influence (CORNFIELD, 1952) pour d'autres, il ralentit la minéralisation globale en ce sens qu'elle diminue l'importance de la protéosynthèse microbienne (POCHON de BARJAC, 1947).

Toutes ces contradictions peuvent probablement s'expliquer par le fait que la flore minéralisant l'humus serait différente de celle qui dégrade les matières organiques fraîches (synthèse POCHON de BARJAC 1958); et n'entre par conséquent pas dans le "cycle actif" minéralisation-protéosynthèse. Le devenir d'un apport d'N minéral dans de tels sols dépend donc de la présence dans le milieu de germes ammonifiant la matière fraîche, susceptibles de proliférer et de rentrer dans le cycle. L'existence de ces germes "utiles" est subordonnée en grande partie aux traitements culturels subis par le sol (cultures, fumier, etc....).

4°/ Alternance des conditions de sursaturation en eau et de sécheresse intense.

L'alternance de ces conditions extrêmes n'a pas fait l'objet d'études systématiques. Quelques remarques dans ce domaine se dégagent toutefois de travaux divers :

la minéralisation : l'alternance intensifie l'ammonification (BIRCH - FRIEND 1956). Elle augmente le nombre d'organismes ammonifiants et favorise donc la conser-

vation de l'azote par protéosynthèse simultanée (CHEN-CHOU 1962). Une réoxydation expérimentale par un courant gazeux d'un milieu maintenu préalablement pendant un mois en l'absence totale d'oxygène déclenche une minéralisation intense (TARR - RENZER 1959).

la protéosynthèse microbienne , faible à très basse pression est rapidement activée lorsque la pression d'oxygène redevient normale (BROADBENT - STOJANOVIC 1952).

la nitrification elle - même est activée par l'alternance anaérobiose-aérobiose (synthèse WARMSSEN - Von SCHROEVEN 1955). Cette intensification a lieu dans les cinq jours qui suivent la dessiccation (BIACH-FRIEND 1956).

Tous ces travaux tendent à montrer que l'alternance d'ennoyage et de sécheresse exalte la vie microbienne.

5°) Travaux personnels

" L'activation " des processus microbiens par cette discontinuité d'oxygénation dans le temps paraît donc certaine. Mais il n'existe pas d'étude sur les intensités respectives de la minéralisation et de la protéosynthèse microbienne, au moment de la réoxydation.

C'est la raison pour laquelle quelques essais sommaires ont été entrepris récemment, destinés à préciser les modalités d'une étude plus complète ultérieure. De ces premiers essais en pots sans culture, menés à une température comprise entre 16 et 18°, il ressort les points suivants :

en milieu reoxydé (après ennoyage préalable) et en l'absence de matière organique minéralisable, l'addition au sol d'azote minéral (nitrique) est suivie de la disparition très rapide d'une fraction de cet azote, d'autant plus importante que l'apport est plus faible. Cet azote "disparu" se récupère lentement et plus ou moins partiellement dans les 2 mois qui suivent. Une minéralisation ultérieure à l'étuve dans les conditions optima habituelles (technique DROUINEAU - LEFEVRE 1949) permet de récupérer la totalité de l'azote apporté.

La "disparition" correspond donc à une réorganisation à l'exclusion de tout processus de dénitrification.

La destruction de la structure du sol et son compactage par l'eau (avant son ressuyage) accuse considérablement ce processus immédiat de rétention. Par la suite les différences entre le sol compacté et le sol bien structuré s'atténuent. Dans tous les cas, tout l'azote bloqué se récupère par minéralisation.

Ainsi une mauvaise circulation de l'air dans un sol ressuyé mais compacté augmente donc les phénomènes d'"immobilisation" immédiate. Elle affecte donc plus la minéralisation de la matière protéique formée que la protéosynthèse elle-même.

Le rapport C/N élevé d'un sol hydromorphe semble augmenter l'intensité et la rapidité de la réorganisation immédiate surtout en milieu "compacté". Toutefois les deux sols étudiés (C/N = 11 et C/N = 15) n'étaient pas strictement comparables sur tous les autres points, notamment par leur pH. L'interprétation des résultats reste donc douteuse.

La recalcifcation préalable d'un sol acide n'a pas les mêmes effets sur milieu aéré et tassé; elle active la minéralisation en sol bien structuré, elle n'a pratiquement pas d'efficacité en sol "compacté" où la réorganisation continue de l'emporter. A long terme, la recalcifcation aboutit à une perte d'azote définitive.

Un apport de fumier limite les réactions immédiates du sol aussi bien dans les phénomènes de libération que de rétention d'azote minéral. Avec le temps le fumier permet d'obtenir une minéralisation plus importante comme dans les autres sols.

De ces essais encore trop sommaires, il ressort sur le plan fondamental que la minéralisation de la matière organique du sol et la protéosynthèse microbienne ne sont pas strictement parallèles. La minéralisation est plus gênée que la "réorganisation" par des conditions défavorables. L'introduction dans le milieu de nouveaux germes et de nouvelle matière organique (fumier) semble "tamponner" ces différences.

Sur le plan cultural ces observations expliquent la concurrence intense entre le sol et la végétation au moment des apports d'azote sur terrains récemment ressuyés. Si le sol a une structure instable à l'eau et reste cimenté après ressuyage, les pratiques de bon entretien chimique et calcique des cultures tendront aussi à favoriser la protéosynthèse microbienne et augmenter la concurrence du sol vis-à-vis des végétaux. L'effet du fumier doit limiter cette concurrence. Les engrais verts sont à étudier.

II. - LES PERTES D'AZOTE

Nous entendons par pertes, les disparitions définitives, c'est-à-dire les quantités d'azote qui sortent complètement du cycle précédemment étudié. Les différentes pertes possibles sont énumérées et résumées dans la publication de HARMSEN - Van SCHRCEVEN 1955). On trouvera également dans les synthèses de MARTIN, CHAPMAN et ultérieurement MARTIN SKIRING (1962 p. 29) des précisions sur les pertes gazeu-

ses autres que celles provoquées par réduction des nitrates.

Dans le cas des sols hydromorphes, l'absorption par les plantes, le drainage des nitrates et la volatilisation d'ammoniac dans les sols alcalins ne sont à citer que pour mémoire.

Retenons simplement les pertes par adsorption de NH_4 et surtout la dénitrification.

A. - ADSORPTION DE L'ION NH_4 PAR LES COLLOIDES DU SOL

La rétention peut se faire par la matière organique qui retient l'azote sous une forme non minéralisable et non assimilable (SHOJI, MATSUMI, 1961). Elle existe surtout en sol alcalin, en milieu aéré ou non (BROADBENT, BURGE etc... 1960). Il ne semble donc pas qu'elle pose un problème particulier dans le cas de l'hydromorphie.

La rétention peut se faire aussi par les argiles ; une fraction importante de l' NH_4 échangeable peut "rétrograder", comme l'ion K , à l'intérieur des réseaux phylliteux du type micacé. Des alternatives d'humectations et de dessiccation augmentent donc cette fixation (voir synthèse de MARTIN A.E. , 1962, p. 79 du mémoire).

L'hydromorphie temporaire doit donc favoriser à priori cette rétention d' NH_4 par le sol lorsque le type d'argile s'y prête. On n'a toutefois relevé aucune indication bibliographique dans ce sens. Nos propres mesures décèlent bien une "rétrogradation" mais n'ont été assorties d'aucuns résultats expérimentaux.

B. - LA DENITRIFICATION

La dénitrification est le processus de réduction des nitrates qui aboutit à des pertes d'azote sous forme gazeuse, c'est-à-dire des pertes définitives. Il paraît normal de penser à priori que les sols ennoyés dénitrifient. Le rappel de quelques notions générales sur le phénomène permettra de préciser les limites réelles de leur application à l'hydromorphie.

1. - Données générales

De nombreux travaux ont été faits sur la dénitrification. Une synthèse assez complète de la biochimie et de la physiologie du processus vient d'être présentée par SKIRING et CALLOW (1962).

Les réactions de la dénitrification n'entrent pas dans le cadre du sujet présent et ne seront que très brièvement résumées. Le rôle de l'oxygène et des autres conditions de milieu est par contre traité plus en détail.

a) Biochimie (consulter également POCHON, de BARJAC, 1958)

Le terme final de la réduction des nitrates est l'azote gazeux ou l'oxyde azoté N_2O . Les réactions intermédiaires sont mal connues et font encore l'objet d'hypothèses; la réduction préalable en nitrites est discutée; celle ultérieure en ammoniacale, n'interviendrait que dans des conditions anormales exceptionnelles (voir paragraphe ci-après).

b) Oxygène

De façon générale, l'oxygène inhibe la dénitrification, mais ses limites d'action sont extrêmement variables en fonction des autres conditions de milieu.

En anaérobiose, on admet généralement que la dénitrification est rapide et totale (moins de 24 heures d'après JONES, 1951 - NOMMICK, 1956); elle est indépendante des autres facteurs, pH, matière organique, etc.... Toutefois GARTY, GILMOUR, BOLLEN montrèrent en 1958, en travaillant sur des échantillons préalablement séchés, que la perte d'azote peut ne pas être totale et est d'autant plus forte que la quantité de nitrates apportée est plus grande.

L'aérobiose partielle a fait l'objet de nombreuses études et de résultats très contradictoires : pour BROADBENT et STOJANOVIC (1952), la dénitrification est proportionnelle à pO_2 . En 1951 BROADBENT avait montré que tous les nitrates apportés au sol disparaissent à moins de 4,5 p. cent d'oxygène. A l'opposé, pour WIJLER, DELWICHE (1954) il suffit de traces d'oxygène pour arrêter le processus et une pression très faible de 5 mm Hg ne provoque qu'une perte d'azote égale au dixième de celle obtenue en anaérobiose totale. SKERMAN, LACK et al. 1951 (cité par SKIRING - CALLOW) confirment par polarographie directe que des traces d'oxygène arrêtent la dénitrification. Pour CADY-BARTHOLEMEW (1961) les pertes sous une pression de 7 - 8% d'oxygène s'élèvent à 20% de celles sous 4,5 % O_2 et à 4% de celles sous 1 à 1,5 % d'oxygène. NOMMICK (1956) montre que la pression d'oxygène détermine non seulement l'intensité de la dénitrification mais également sa vitesse; les pertes, totales en 2 jours sous une pO_2 inférieure à 2 mm Hg, ne s'élèvent qu'à 50 p. cent en 8 jours, sous 100 mm.

En aérobiose totale, les opinions ont été longtemps contradictoires. La "dénitrification aérobie" de BROADBENT, TOJANOVIC, 1952, etc.... a été très critiquée et la validité de leurs conditions expérimentales mise en doute. NOMMICK, 1956, en travaillant en atmosphère d'oxygène pur, a pensé démontrer que cette dénitrification était impossible. En fait, une dénitrification a été observée dans les sols : WIJLER, DELWICHE, 1954, l'attribuent à une mauvaise diffusion gazeuse qui maintient des zones plus ou moins bien aérées.

SKERMAN et Mc RAE (1957) confirment que la consommation d'oxygène par les microorganismes peut être supérieure à la vitesse de diffusion de l'oxygène dans le sol et créer un déficit d'aération en présence d'oxygène dosable; on retrouve ici l'interférence entre les facteurs air et structure dans les sols.

Ce sont BREMNER et SHAW qui en 1958 semblent avoir entre vu le problème sous un jour nouveau; de même qu'en anaérobiose les nitrates servent d'accepteurs d'hydrogène dans la décomposition des résidus végétaux et participent aux échanges d'énergie nécessaire à la protéosynthèse microbienne (WIJLER, DELWICHE, 1954), en anaérobiose les nitrates sont utilisés comme donateurs d'oxygène toutes les fois qu'un supplément requis par les microorganismes devient insuffisant (par exemple dans le cas d'addition de matière organique fraîche stimulant la protéosynthèse). Autrement dit, il y a utilisation compétitive de l'oxygène de l'air et de l'oxygène combiné sous forme nitrique. CADY, BARTHOLEMEV (1961) suggèrent que des composés azotés moins oxydés que les nitrates pourraient être utilisés et réduits en N_2 , mais uniquement en absence de nitrates et si les besoins biologiques sont intenses. PICHINOTY, ORNANO (1961) confirment que les dénitrificateurs utilisent préférentiellement l'oxygène de l'air comme accepteur d'hydrogène et cessent de réduire les nitrates lorsqu'ils ne sont plus nécessaires à leur métabolisme. La dénitrification apparaît donc comme un processus d'oxydoréduction analogue à celui de la respiration.

Ces travaux relativement récents expliquent qu'il puisse ne pas y avoir de dénitrification en anaérobiose et qu'il ne soit pas possible de définir une pression - limite d'oxygène inhibant la réduction des nitrates. Ils permettent de comprendre pourquoi les "capacités de dénitrification" des sols sont très variables.

Comme l'avaient signalé déjà de nombreux auteurs (JANSSON, CLARK, (1952), LOEWENSTEIN, ENGELBERT, et al. 1957, etc....) la nitrification et la dénitrification peuvent être simultanées dans les sols à activité microbienne vigoureuse. Les sols les plus dénitrifiants sont les sols qui nitrifient le mieux. La dénitrification se déclenche s'il y a des nitrates dans le milieu, soit en aérobiose en période de besoins d'oxygène intenses, soit en début d'anaérobiose succédant à des conditions aérobies normales.

c) Autres facteurs en interaction

Les autres facteurs de la dénitrification sont ceux de la nitrification : on retrouve pratiquement les mêmes optimum de pH (7 à 8,2) et de température (supérieure à 25°), le même rôle de la matière organique facilement utilisable qui augmente l'activité et par conséquent les pertes.

En fait, il existe une interaction étroite entre la pression d'oxygène et le pH qui règlent à la fois vitesse de dénitrification et nature des produits formés.

WIJLER et DELWICHE en 1954, furent les premiers à montrer que la vitesse diminue avec le pH, mais n'est pas encore nulle à pH 4,9; les produits formés diffèrent de la façon suivante:

- à $\text{pH} > 7$ $\text{N}_2\text{O} + \text{N}_2$
 $\text{N}_2\text{O} > \text{N}_2$ au début, puis $\text{N}_2 > \text{N}_2\text{O}$
 finalement pertes sous forme N_2
- entre pH 6 et 7, la réduction en N_2 est inhibée
 pertes sous forme N_2O
- $\text{pH} < 6$ N_2O et un peu de NO

En 1956, NOMMICK, confirme que l'optimum de dénitrification est entre pH 7 et 8, elle est plus rapide en milieu alcalin qu'acide. Il précise le schéma de WIJLER, DELWICHE, en distinguant l'anaérobiose totale de l'aérobiose partielle.

en aérobiose partielle, les produits formés dépendent du pH et de la pO_2 de la façon suivante :

==pH

- $\text{pH} < 4,1$ N_2O seul
- au fur et à mesure que le pH augmente : $\text{N}_2 + \text{N}_2\text{O}$
 N_2 apparaît au bout d'un temps d'autant plus court et en quantité d'autant plus forte que le pH est plus élevé;
 parallèlement N_2O diminue
- à $\text{pH} > 8$ N_2 seul (N_2O pratiquement nul)

La matière organique, qui active la dénitrification diminue en outre la proportion de N_2O par rapport à N_2 .

==pO₂

A pH 6,6 par exemple la proportion de N_2O dans le total ($\text{N}_2\text{O} + \text{N}_2$) passe de 0 à 100% en huit jours lorsque la pression d'oxygène passe de 2 à 100 Hg : la produit final est donc l'azote moléculaire en anaérobiose et l'oxyde azoteux en aérobiose.

en anaérobiose totale.

L'ammoniaque produit de dénitrification, ne se rencontrerait que lorsqu'un sol acide a été légèrement alcalinisé et enrichi en matière organique, c'est-à-dire lorsque son activité bactérienne a été stimulée. WIJLER DELWICHE considéraient déjà que l'ammoniaque présent dans les sols anaérobies vient très peu de la dénitrification des nitrates,

mais presque totalement la désamination (minéralisation) : la réduction des nitrates en ammoniacque est insignifiante sous ennoyage (MORAGHAN 1961) cette réduction n'interviendrait qu'en milieu très fortement réducteur et à température suffisamment élevée (YAMANE - 1958).

L'oxyde azotique NO ne se rencontrerait qu'en milieu très acide (et anaérobie). L'anaérobiose doit être en sol sec, ou tout au moins très peu humide (WIJLER, DELWICHE 1954 - CADY - BARTHOLEMEV 1960). Le NO formé correspond alors à moins de 5% des nitrates apportés et disparaît rapidement, remplacé par N_2O puis N_2 . Par récalcification préalable, il n'y a pas apparition d'oxyde azotique. Pratiquement la présence de NO est donc exceptionnelle.

2. - Application aux sols hydromorphes

La période d'ennoyage est à distinguer de celle où le sol est ressuyé.

a) Ennoyage

L'ennoyage entraîne des pertes élevées et rapides des nitrates : elles s'élèveraient à 80 à 86 p. cent de l'azote nitrique en 5 jours. (BREMNER - SHAW 1958 - JONES 1958) . Ces pertes sont une conséquence de la réduction de la pression d'oxygène : elles deviennent nulles si l'on maintient artificiellement un barbotage d'air dans l'eau. Dans le même ordre d'idées, ces auteurs montrent qu'en place, les pertes s'accroissent quand l'épaisseur d'eau augmente.

Dans les rizières sous climat très différent du nôtre, l'ennoyage commencerait par provoquer une activation des germes aérobies, suivie d'une phase anaérobie (consulter les travaux de TAKAI - KOYAMA - TAMURA 1956).

Le pH du sol et la quantité de matière organique facilement décomposables interfèrent : la réduction des nitrates est d'autant plus importante et rapide que le sol est plus près de la neutralité et plus riche en matières organiques (WAKSMANN). Ces pertes, faibles à pH 4,1, ne deviennent sensibles qu'à pH 5,3 et augmentent ensuite avec le pH (BRENNER et SHAW). La dénitrification dans les horizons hydromorphes saturés et soumis artificiellement à l'incubation est fonction du taux de matière organique et de la population microbienne totale (SCHAEFFER 1960).

Des travaux récents montrent que la vitesse de réduction est subordonnée au pH : les nitrates seraient instables à partir de 338 mv à pH 5,1 (PATRICK 1960); ils ont précisément pour effet d'élever et de maintenir le potentiel Redox à neutralité (SHALVEHET et ZWERMANN (1958).

Dans le domaine de la pratique agricole la dénitrification des nitrates en période d'ennoyage reste limitée; tout au plus peut-il y avoir quelques pertes au moment où le sol commence à s'engorger et s'il y a des nitrates présents (provenant de la nitrification). Dans le cas spécial de la culture du riz sous l'eau, l'azote n'est pas apporté sous forme nitrique (consulter les travaux Mme HUGUET, 1954). Quelques publications indiennes (YAMANA 1957), signalent l'existence d'une légère dénitrification comme conséquence de la nitrification qui se poursuit superficiellement au contact de l'air, mais la température est ici relativement élevée.

b) Période de ressuyage

NOMMICK (1956) a essayé de définir le "seuil de dénitrification"; totale à 100 p. cent de la saturation en eau, ces pertes s'élèvent encore à 45 p. cent pour 90 p. cent de la saturation et 8 p. cent pour 80 p. cent; elles sont nulles à 60 p. cent de la capacité de saturation.

Ce seuil est très subordonné à la structure (BREAZEALE, Mc GEORGE 1937); en sol "compacté par l'eau puis ressuyé", les pertes dépasseraient 50 p. cent de l'azote nitrique ajouté, et seraient plus fortes, toutes choses égales par ailleurs, qu'en conditions d'ennoyage. L'humidité critique pour les pertes d'azote correspondrait à l'humidité équivalente (H E) en sol compacté, et seulement 1,4 H E en sol normal.

Dans les sols de structure instable à l'eau, la dénitrification apparaît donc comme possible à une humidité plus faible que celle des sols normaux sains. Pratiquement, les pertes sont donc probables sur blés d'hiver à partir des fumures de tallage que l'on apporterait sous forme nitrique; la température basse à cette époque doit d'ailleurs limiter ces pertes.

c) En sol ressuyé

On ne trouve aucune étude faite, à notre connaissance, sur l'influence du dessèchement succédant à l'engorgement par l'eau.

Nos propres essais (voir précédemment p. 19) tendent à montrer que l'ennoyage préalable exalte la "réorganisation", mais n'entraîne pas, même en milieu compacté*, des pertes en se basant uniquement sur un bilan d'azote minéral et minéralisable.

Quoi qu'il en soit, la dénitrification en période de ressuyage n'est à attendre que de sols déjà "bactériologiquement actifs". Un sol hydromorphe très mal exploité peut ne pas dénitrifier; le

(*) d'azote gazeux. Celles-ci ne s'observent qu'en cas de recalcification préalable du milieu, même avec des doses de calcaire trop faibles pour permettre d'atteindre la neutralité. Il est difficile toutefois de nier ces pertes...

même sol assaini et soumis à une intensification culturale comprenant enrichissement organique peut devenir dénitrifiant par la suite. L'équilibre atteint reste à préciser.

III. LES GAINS D'AZOTE

Ils viennent de la fixation de l'azote de l'air.

Nous aborderons très succinctement ce chapitre d'intérêt présent limité qui fait d'ailleurs l'objet d'une synthèse récente (NORRIS 1962).

A. - FIXATION NON SYMBIOTIQUE

L'efficacité de la fixation non symbiotique de l'azote est encore discutée; elle paraît d'ailleurs avoir été relativement peu étudiée dans nos régions.

On considère généralement que deux catégories de germes sont responsables, les Azotobacter et Beijerinck, aérobies et les Cl. pastorianum anaérobies. En fait, si les premiers sont des aérobies stricts, de faibles pressions d'oxygène seraient favorables à la fixation (POCHON); l'azotobacter serait donc présent dans les sols se ressuyant difficilement, lourds (et peut-être mal structurés). Le Cl. pastorianum ne dominerait qu'en milieu ennoyé et s'il dispose de matières organiques simples, c'est-à-dire s'il est associé à d'autres germes réalisant la cellulolyse préalable.

La fixation de l'azote a été mieux étudiée dans les rizières sous régions tropicales; on trouvera une bibliographie de la question présentée par HARMSSEN et Van SCHROEVEN (1955) déjà cités; retenons simplement que les bactéries anaérobies, les algues bleu vert et une réaction photochimique concourraient à cette fixation.

La fixation pourrait se faire également à partir de l'ammoniaque libre par des germes oligonitrophiles à action rapide, très supérieure à celle des nitrificateurs: cette fixation serait de première importance dans les terres tropicales (POCHON, TCHAN, 1950).

B. - FIXATION SYMBIOTIQUE

La fixation symbiotique par le rhizobium des légumineuses a fait l'objet de nombreux travaux. Seuls ceux qui portent sur l'étude des conditions de milieu nous intéressent ici. Toutefois, on n'a relevé dans la littérature que des résultats obtenus sur solutions. Il n'existe pas, à notre connaissance, d'expérimentation systématique des facteurs en cause sur sols proprement dits.

Le pH : L'optimum se situerait entre 6,5 et 7,2 mais en fait très variable avec les espèces (consulter POCHON, de BARJAC 1958).

L'aération :

La nodulation et la fixation d'azote paraissent correspondre à des exigences différentes. La fixation exige en principe des conditions d'aérobiose. La nodulation est beaucoup moins stricte, les nodules se forment sous l'eau mais restent petits tant que la croissance des plantes est faible (VIRTANEN et Van HAUSEN - 1935 et 1936). La nodulation elle-même est inhibée en l'absence totale d'oxygène, elle devient vigoureuse et la fixation d'azote importante si l'on maintient un barbotage d'air dans l'eau.

Les pressions d'oxygène nécessaires ont fait l'objet de résultats contradictoires : d'après WILSON et FRED (1937) 10 % d'oxygène dans le milieu ambiant suffit à maintenir une fixation normale. D'après BOND au contraire (1951) la réduction du taux de fixation commence dès que le pourcentage d'oxygène descend au-dessous de celui de l'atmosphère, le nombre de nodules se maintient, mais leur poids est plus faible. Les mêmes plantes poussent bien, même sous pO_2 réduites, si de l'azote nitrique est présent dans le milieu. L'optimum pO_2 pour la nodulation (5 p. cent) est beaucoup plus bas que celui de la fixation. (FERGUSSON et BOND - 1954).

La réactivité différente des espèces viendrait notamment de leur possibilité variable de noduler au-dessus du plan d'eau : le trèfle blanc n'est pas sensible à l'ennoyage pour cette raison (VINCENT, 1954).

L'hydrogène moléculaire inhibe la fixation (consulter POCHON, de BARJAC). On en déduit qu'il ne peut y avoir de fixation dans les sols à rH très bas, c'est-à-dire sous ennoyage en présence de matière organique.

Bien qu'il soit difficile d'extrapoler des résultats obtenus sur solution à des sols, on peut penser néanmoins que l'hydromorphie permanente exclut toute possibilité de fixation symbiotique de l'azote. L'hydromorphie temporaire par contre doit logiquement permettre cette fixation en période de ressuyage. Toutefois, cette possibilité reste étroitement soumise à la nature de la plante, à la longueur de son cycle végétatif par rapport aux périodes d'ennoyage, et, pour les légumineuses de prairie, à leur capacité de maintien "hors-d'eau" de leur rhizobium. Comme on le sait, la luzerne est sensible à l'ennoyage.

Il reste toutefois à préciser, pour cette plante, si la destruction de ses capacités fixatrices par l'excès d'eau est vraiment définitive. Signalons à ce sujet quelques essais personnels sur sols en place tendant à voir si une jeune luzernière très affaiblie par un mauvais ressuyage du sol pendant tout l'hiver avec pourriture de son pivot ne peut être "rattrapée" par une fumure azotée de printemps (30 Kg/Ha) associée à P K; on a pu constater, non seulement une plus value de production, mais également une repousse racinaire avec formation de nouveaux nodules. L'essai n'était malheureusement pas conçu pour permettre un bilan d'azote et n'apporte donc pas de conclusions nettes sur le problème de la fixation d'azote qui nous intéresse ici.

III. - L'AZOTE DANS LA PLANTE

=====

Il est bien connu que la "faim d'azote" est un mal caractéristique des cultures sur milieux humides. Comme on l'a vu précédemment le sol est en grande partie responsable du manque d'azote disponible pour les plantes. Mais nous allons préciser dans les pages qui viennent dans quelle mesure les facteurs caractéristiques de l'hydromorphie ont des répercussions sur le métabolisme azoté de la plante elle-même. Les mécanismes physiologiques mis en jeu ne sont pas traités ici (se reporter notamment à la mise au point récente de HEGARTY 1962).

Nous retrouvons, successivement ici, les facteurs précédemment étudiés à propos du sol : air, eau, température et structure du sol. Pour chacun d'eux, nous devons, avant d'aborder l'alimentation azotée, traiter, de façon sommaire, le problème plus général de la croissance du végétal.

A. - DEFICIT D'AERATION ET EXCES D'EAU

Un excès d'humidité se répercute non seulement sur l'aération du milieu (voir précédemment), mais entraîne également la solubilisation de certains éléments minéraux (Fer - Manganèse) et la formation de substances organiques partiellement réduites. L'effet inhibiteur de toutes ces substances sur la plante est actuellement très controversé tout au moins sous nos climats (consulter la discussion présentée sur ce point par SHALVEHET - ZWERMANN 1962) - Pratiquement nous ne retiendrons ici que le déficit d'aération.

1. - Action générale sur la plante

Le facteur aération du milieu racinaire a fait l'objet de nombreux travaux : consulter les ouvrages de synthèse : KRAMER, 1949; articles de RICHARDS, VEDLEIGH et RUSSEL dans BYRON SHAW, 1952).

Globalement l'aération agit sur le développement des racines elles-mêmes et sur le métabolisme général de la plante entière.

a) Développement radiculaire

Certaines plantes sont adaptées à la vie aquatiques (consulter LUTHIN 1953 p. 523 à 525), mais un végétal non adapté réagit à l'excès d'eau en diminuant la croissance verticale de ses racines (voir photographies de SHALVEHET - ZWERMANN 1958

- Les pressions d'oxygène déterminées comme optima et minima, pour le développement des racines ne sont pas bien définies : pour SHRANKS, LAURIE (1950) l'optimum se tient entre 9 à 17 % en volume il y a arrêt de croissance à 2%. Pour GILBERT et SHIVE (1945) cet optimum, variable avec les plantes est souvent supérieur à la pression atmosphérique.

En fait, comme on l'a vu à propos du sol, l'aération du milieu est une notion complexe qui fait intervenir la pression d'oxygène, sa vitesse de diffusion et le taux de CO_2 . Il y a donc interaction entre pO_2 et les autres conditions de milieu.

- Vitesse de diffusion de l'oxygène dans le sol. Il semble que cette notion soit plus importante que celle de pO_2 , sa mesure donnerait des résultats en corrélation avec l'estimation visuelle de l'état des racines. (WIERSUM, 1960). La vitesse avec laquelle le taux de diffusion se rétablit après une averse uniforme artificielle constitue, pour ERICKSON, Van DOREN (1960) un moyen d'appréciation valable des systèmes de culture basés sur les rapports sol - plante - oxygène.

- Potentiel d'oxydo-réduction. Les données sont peu nombreuses dans ce domaine, il semblerait que le rH soit un facteur beaucoup moins important que le taux de NH_4 présent (KAWAGUCHI - KITA - 1956).

- Taux de CO_2 . Toutes les conditions tendant à l'accumulation de CO_2 sont défavorables à la croissance verticale des racines par inhibition de la respiration (MICHAEL BERGMAN, 1954). L'effet dépressif de CO_2 est en fait variable avec le rapport CO_2/O_2 au contact des racines (HAMMOND, 1951).

- Tension d'humidité du sol. L'élongation des racines serait

beaucoup plus étroitement soumise à la pO_2 en sol humide qu'en sol sec le maximum de sensibilité se situerait entre 1 et 3 atmosphères (GIN-GRICH RUSSEL, 1956).

- Stade de croissance de la plante. Les racines sont d'autant plus sensibles à un manque d'aération qu'elles sont jeunes, plus près du stade germination de la graine (LETEY, STOLZY, BLANCK, 1962). Un seul jour de déficience en oxygène peut handicaper la croissance de la plante ; cette action est variable avec l'espèce (ERICKSON - Van DOREN 1962).

- l'alternance des conditions d'aérobiose et d'anaérobiose. A notre connaissance, seuls les auteurs précédents (LETEY - STOLZY et BLANCK) amorcent l'étude de ce problème ; d'après leurs premiers résultats, les jeunes racines stoppées dans leur croissance par une période d'anaérobiose demandent un certain laps de temps pour recouvrer leur activité lorsqu'elles sont replacées en atmosphère normale. Ces auteurs extrapolent leurs conclusions aux conséquences de l'ennoyage sur les jeunes semis.

b) Absorption et métabolisme général.

Une faible aération se répercute sur l'activité métabolique des racines, c'est-à-dire l'absorption "active" de l'eau et des sels par les racines ; elle perturbe donc la croissance de la plante tout entière.

D'après les travaux relativement récents de SHAPIRO, TAYLOR et VOLK (1956) ce ne serait d'ailleurs pas l'absorption ; mais le transfert des ions absorbés vers les parties aériennes qui ne serait pas normal ; la diminution de l'activité respiratoire des racines, en aération insuffisante, aurait plus de répercussion sur la croissance de la plante entière que sur l'absorption proprement dite. La réduction de l'absorption serait limitée seulement dans la proportion de celle des surfaces d'échange des racines, elles-mêmes moins développées ; la production de matière sèche étant en corrélation avec le poids de racines et non leur profondeur (SHALVEHET - ZWERMANN 1958). Quoi qu'il en soit, la perturbation du métabolisme général est certaine.

Pour DANIELSON-RUSSEL (1957) la réduction de l'absorption ne commence que pour une pression d'oxygène inférieure à 10% (en volume). En fait, cet effet est variable avec :

- le rapport CO_2/O_2 : Conséquence de l'effet dépressif de CO_2 sur l'activité racinaire ;

- l'ion absorbé : Une augmentation de pO_2 accroît l'absorption de N et P. Le sodium s'accumule, au contraire, en anaérobiose. Pour le potassium les résultats sont contradictoires (consulter pour ce chapitre

PEPKOVITZ, SHIVE, 1944 - LARSON, 1954 - HAMMOND, ALLAWAY, 1955
CLINE, ERICKSON - 1960, LETEY, LUNA, STOLZY, 1961).

- le stade de croissance de la plante : la plante est plus sensible en début de croissance qu'ensuite (CLINE, ERICKSON, 1959 - ERICKSON, Van DOREN, 1960).

- le niveau chimique global du milieu. Un déficit d'aération pourrait être compensé, au moins partiellement, par une richesse plus grande du milieu. Toutefois, les limites de cette compensation font l'objet de discussions. Pour WOODFORT GREGORY (1948) une solution non aérée permet la même croissance qu'une solution aérée si sa concentration en éléments nutritifs est quatre fois plus élevée. Pour CLINE, ERICKSON (1959), les fertilisants compensent d'autant moins le déficit d'aération que celui-ci est plus important, leur efficacité est nulle en anaérobiose presque totale.

- l'alternance des conditions d'anaérobiose et d'aérobiose ne semble pas avoir fait l'objet d'études systématiques: citons simplement les travaux russes de CHERNENKOO (1949) qui obtient sur pois préalablement ennoyés des rendements de 100 à 300 fois plus faibles que ceux obtenus dans des conditions normales.

2* - Métabolisme de l'Azote

Il y a peu de travaux consacrés spécialement à la nutrition azotée dans les conditions d'aération insuffisante. On trouve la plupart des résultats à propos d'études générales sur l'absorption. Une synthèse sommaire de la question est présentée en introduction de l'étude de SHALVEHET, ZWERMANN - 1962 dont il sera question ultérieurement.

Les plantes poussées sur milieu mal aéré ont des teneurs en azote total beaucoup plus faibles qu'en conditions normales : un plan d'eau à 30 cm suffit pour diminuer le taux d'azote dans les plantes et leur rendements correspondants (GACHON, 1959). Lorsque la vitesse de diffusion de l'oxygène passe de 15 à 330.10^{-8} g/cm²/min., le taux d'azote dans les parties aériennes augmente de 1,3 à 2,4, tandis que celui de P passe seulement de 0,25 à 0,32 (CLINE, ERICKSON 1959).

Or les teneurs en azote dans les systèmes radiculaires sont normales : (mêmes auteurs, DILOV - HUANG TE MIN, 1961); la diminution de N dans la plante correspondrait même à un taux plus fort dans les racines (SHAPIRO - TAYLOR 1956); il n'y aurait donc pas réduction de l'absorption comme le prétendait encore JAMISON COMBY, 1956).

Mais le "trouble dans les transferts" de SHAPRO TAYLOR ne suffit pas pour expliquer les différences de comportement entre N et les autres ions. Le déficit considérable d'azote dans les parties aériennes de la plante correspondrait à deux phénomènes distincts :

participation des NO_3 au processus respiratoire : Dès 1942 et 1945 GILBERT et SHIVE avaient montré sur solution qu'en présence d'azote nitrique l'optimum d'aération correspondait à une tension d'oxygène plus faible et une production de matière sèche plus forte. En 1952, HAGIN signalait qu'en aération réduite, il y a absorption compensatrice de nitrates. SHALVEHET ZWERMANN plus récemment (1958) démontrèrent l'interférence étroite entre l'aération et la quantité d'azote utilisée ; les nitrates se révèlent très supérieurs aux sels ammoniacaux en condition d'anaérobiose presque totale, ils servent à la fois de source d'azote et d'agent oxydant. Les nitrates participeraient en outre à l'absorption active de l'eau et à la transpiration (PAVLOV 1960 et PETINOV PAVLOV 1961).

trouble de la protéosynthèse. A notre connaissance, cet aspect est de découverte encore récente et n'est pas encore bien élucidé. SHALVEHET ZWERMANN (1962) poursuivant leurs études précédentes, aboutissent aux conclusions suivantes : en milieu aéré (plan d'eau élevé) l'azote minéral, nitrique ou ammoniacal, apporté en grande quantité et mis à la disposition constante des plantes permet d'obtenir des plantes vertes avec des concentrations en N relativement élevées dans leurs parties aériennes. Mais ces plantes restent chétives : l'efficacité de l'azote sur la récolte est faible. Ce n'est pas l'azote qui manque ; l'ion nitrique ne suffit pas à compenser ce déficit d'aération.

DILOV, HUANG TE MIN (1961), précédemment cités, ont montré que le taux d'azote aminé dans les feuilles est beaucoup plus faible que dans les conditions d'aération normales et qu'on y trouve une quantité importante de protéines dégradées. La technique employée ne permet pas de voir en fait s'il s'agit d'un produit catabolique (véritable dégradation) ou d'un produit final de synthèse, moins poussé que la protéine.

ZSOLDOS (1959) signale précisément qu'il peut y avoir décomposition hydrolytique des protéines ou synthèse entravée ; de toutes façons c'est l'utilisation de l'azote du milieu, ammoniacal ou nitrique, qui est gênée.

Cette "mauvaise" utilisation de l'azote absorbé paraît beaucoup plus marquée à certains stades végétatifs qu'à d'autres : une compensation partielle de l'ennoyage semble avoir été obtenue par apports de grosses fertilisations azotées, sauf à certains moments précis de la croissance du végétal (1) SKAZLIN - FEROROVA - 1961).

(1) Publication Russe, résumé anglais sans précision sur ces périodes caractéristiques.

B. - AUTRES FACTEURS

1) Sécheresse intense

La sécheresse en limitant les vitesses de transfert des ions et de l'eau dans le sol, réduit considérablement l'élongation des racines et l'absorption des ions (consulter travaux de DANIELSON, RUSSEL 1957 - WIERSUM, 1958 - PETERS, RUSSEL, 1960).

Les deux phénomènes ne semblent d'ailleurs pas parallèles, l'absorption étant arrêtée avant la croissance radiculaire (PEEV, 1959). C'est probablement la raison pour laquelle la résistance à la sécheresse n'est pas en relation avec le poids de racines ni l'absorption, mais avec la répartition du système radiculaire (BURTON, de VANE, CARTER, 1954).

Comme pour tous les autres facteurs limitants, il semble qu'il puisse y avoir compensation au moins partielle, de la sécheresse, par un niveau chimique particulièrement élevé : voir WIERSUM, 1958 - PETERS, RUSSEL, 1960 déjà cités, voir également les travaux d'OLSEN, WATANABE, DANIELSON, 1961, à propos de l'acide phosphorique. Signalons également ici, pour mémoire, le rôle du potassium dans l'économie de l'eau (ACHITOV, 1961).

2) Température

Nous n'insisterons pas sur le rôle de ce facteur dans l'activation des phénomènes biologiques en général.

Signalons simplement que ce facteur n'intervient pas avec la même intensité sur l'absorption des différents ions et est particulièrement important pour l'azote.

Lorsque la température augmente de 13 à 25° la quantité d'azote présente dans la plante passe de 1 à 25, tandis que celle de P et K passe de 1 à 3 ou 4; la réductase qui transforme les nitrates en composé organique agirait lentement à 13° (voir travaux de WILLIAMS et VLAMIS, 1962).

Ce facteur température doit donc intervenir largement dans la nutrition azotée déficiente des céréales sur sols hydromorphes qui se ressentent mal en fin d'hiver.

C. - STRUCTURE DU SOL

1) Action sur la plante

La structure agit sur la plante par deux aspects : l'aération proprement dite et l'obstacle mécanique qu'elle peut offrir aux racines;

a) le système racinaire

Les relations entre le système racinaire et la structure ont fait l'objet de nombreux travaux dont la plupart dépassent le cadre de cette étude. Retenons simplement les directions générales :

- enracinement et densité apparente du sol. (consulter les travaux de ZIMMERMAN et KARDOS, 1961, MEREDITH - PATRICK, 1961, VEIHMEYER, HENDRICKSON, 1948 etc.... qui s'efforcent de relier des caractéristiques de l'enracinement à des chiffres de densité apparente.

- enracinement et compacité. De façon générale, la compacité entraîne une baisse considérable du poids de racines de certaines plantes; pour certains l'excès de compacité gêne plus la racine qu'une aération insuffisante (auteurs précédents, BORDEN, 1961). Pour d'autres, c'est le défaut d'aération qui est fondamental; il suffirait d'introduire une source d'oxygène dans la zone compactée pour que le développement de la betterave soit normal. Des résultats dans le même sens avaient été obtenus par FLYOD - SMITH et COOK (1946) pour qui toutefois la compensation restait partielle. En fait il semble y avoir interaction étroite entre la compacité et la résistance mécanique : l'enracinement commencerait à être arrêté par une résistance de cette nature lorsque le volume des pores tombe au-dessous de 40% (HIDDING - Van der BERG 1960).

- enracinement et dimension des agrégats. Les travaux sont nombreux sur cette question. La répercussion est évidemment variable avec la plante - consulter WEAVER DARLAND 1949, WILKLERT 1960 etc.... qui décrivent les divers aspects des systèmes racinaires de différentes plantes sur différents sols.

- enracinement et dimension des pores. L'élongation est d'autant plus importante que les tubes capillaires sont fins ("effet de mur" de OH-LROGGE, 1962) et l'enracinement moins profond dans les terres grossières.

- enracinement et stabilité structurale. On trouve dans la littérature des observations sur ce problème mais aucun travail expérimental.

2) Métabolisme Général

La compaction semble affecter davantage le développement radiculaire que son activité (FLYOD - SMITH - COOK - 1946). La réduction d'absorption par compactage n'interviendrait qu'avec les fortes humidités (FLOCKER, NIELSEN, 1962). Toutefois, une porosité non capillaire trop faible limite la croissance de la plante comme des conditions anaérobies (AGAPOV - MORGUNOV, 1957).

Il ne semble pas exister de travaux expérimentaux sur l'influence de la stabilité structurale.

Les observations et mesures en plein champ font par contre ressortir de façon nette la réduction des récoltes sur sols mal structurés et de structure instable à l'eau. Signalons notamment les publications de LEEHNEER et CAESTECKER (1958) qui citent les "maladies de la structure" et leurs conséquences sur la germination, le tallage, la récolte. De BOODT avec De LEEHEER (1958) proposent un index de structure (qui fait intervenir la dimension des pores et la stabilité des agrégats à l'eau) en corrélation statistique avec les croissances mesurées de différentes plantes, (blé, orge, betterave).

3) Cas particulier de l'Azote

Peu de travaux portent spécifiquement sur l'azote. Signalons ceux de HAGIN (1956) qui montrent, à partir d'essais en pots, qu'un apport d'azote minéral peut compenser les effets défavorables d'une faible agrégation sur la croissance des plantes. Pour CLINE, ERICKSON (1959) des applications d'azote sont sans grand effet aux vitesses de diffusion d'oxygène trop basses.

FERRARI et KUIPPERS (1956) mirent en évidence la relation linéaire qui existe entre la structure du sol et la quantité d'engrais azoté nécessaire pour obtenir le maximum de rendement. Ces auteurs classent ainsi les sols en 2 groupes selon un indice de structure (≥ 5) correspondant à des différences de comportement de sols vis-à-vis des fumures azotées.

IV - SYNTHÈSE : LE SOL ET LA PLANTE EN CONDITIONS D'HYDROMORPHIE

=====
L'hydromorphie crée dans le sol, des conditions de milieu particulières dont la principale est une aération déficiente. L'hydromorphie permanente (submersion ou nappe très élevée) est un cas relativement simple où l'absence presque totale d'oxygène n'interfère qu'avec la température et la matière organique présente; sur le plan agronomique le cas est d'ailleurs d'intérêt très limité.

L'hydromorphie temporaire est beaucoup plus complexe puisqu'elle ajoute aux interactions précédentes les conséquences d'une alternance anaérobiose-aérobiose, c'est-à-dire une variation dans le temps du degré d'aération et du pH. En outre l'hydromorphie temporaire aboutit souvent à la dégradation physique et chimique des sols, plus grossièrement structurés que les sols normaux et moins bien entretenus; leur instabilité à l'eau, fréquente, entraîne des conditions de ressuyage mal définies et la formation ultérieure d'horizons très cimentés, compactés où la circulation de l'air ne paraît pas normale.

Or, sur le plan général, l'aération d'un sol n'est déjà pas une donnée bien définie : la composition de l'atmosphère n'a pas grande signification, l'équilibre entre la phase gazeuse et la phase liquide est lui-même soumis aux variations d'humidité, de température et à l'activité biologique globale du milieu. Des méthodes de mesure relativement récentes de diffusion gazeuse paraissent a priori séduisantes mais appartiennent encore au domaine de la recherche.

Si la dynamique de l'azote dans le sol et dans la plante est étroitement soumise aux conditions de milieu, toutes les inconnues actuelles sur l'aération du sol ne permettent pas d'aboutir à des conclusions nettes sur le problème soulevé. Les pages qui précèdent amènent cependant à mieux poser ce problème et à préciser les points qui restent à éclaircir.

A. - ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR L'AZOTE EN SOL HYDROMORPHE

1°) L'Azote dans le sol

L'hydromorphie permanente permet le développement d'une flore anaérobie d'activité réduite, une ammonification ralentie sans humification de la cellulose, avec libération de gaz et formation de produits d'oxydation incomplète; d'où formation d'un type d'humus spécial à C/N très élevé, la tourbe, non minéralisable et bactériologiquement très pauvre. La nitrification reste impossible, la dénitrification ne peut intervenir que sur des apports extérieurs de nitrates et est à peu près immédiate.

L'hydromorphie temporaire. De façon globale, la période d'aérobiose, permet une activité bactérienne plus intense et plus large qu'en sol constamment sous l'eau. Mais elle est néanmoins ralentie par rapport aux sols sains, et aboutit en terrains non cultivés à la formation d'humus à C/N ~~==~~ 20, bactériologiquement moins pauvre que la tourbe, mais également non minéralisable (An Moor des Forestiers).

En sol de culture, où le bilan instantané de l'azote disponible pour les plantes est fondamental, le problème est particulièrement complexe : aux conditions d'aération partielles et particulièrement mal définies après le ressuyage, s'ajoutent les interventions culturales qui modifient la flore et la nature de la matière énergétique mise à sa disposition. La variabilité de toutes ces conditions de milieu dans l'espace et le temps font qu'il peut y avoir de très grandes différences de comportement vis-à-vis de l'azote d'un sol hydromorphe à un autre.

Il paraît donc opportun de préciser l'état actuel des connaissances sur l'azote en conditions d'aération réduite avant d'en voir l'application aux sols à hydromorphie temporaire.

a) Etat actuel des connaissances sur l'azote en conditions d'aération réduite.

Sur le plan fondamental, les opinions divergent encore actuellement sur l'intensité des activités microbiennes sous pression partielle d'oxygène.

- l'ammonification et la protéosynthèse microbienne peuvent rester intenses en conditions d'aération réduites. Elles ne paraissent systématiquement ralenties qu'en anaérobiose totale. Mais les pressions partielles d'oxygène qui entraînent une diminution de l'activité microbienne sont extrêmement variables, subordonnées aux autres conditions de milieu : pH, température et surtout richesse en matière organique facilement décomposable.

D'essais personnels, encore très sommaires, il ressort qu'en milieu pauvre des apports d'azote minéral au sol ressuyé sont immédiatement et intensément bloqués par la protéosynthèse bactérienne. Le bilan global minéralisation- réorganisation à chaque instant est d'autant plus en faveur de la réorganisation que le sol est moins bien structuré, plus tassé, moins aéré; il semble que l'intensité de la minéralisation de la matière protéique nouvellement formée est davantage subordonnée aux conditions d'aération que la protéosynthèse elle-même.

- la nitrification n'est en principe possible qu'en milieu aéré. Dans certains cas et d'après certains auteurs, elle serait en fait masquée par la dénitrification simultanée. Quoi qu'il en soit

les nitrates sont absents, mais les germes s'ils existent, ne semblent pas être détruits par l'ennoyage. Leur reprise d'activité est liée aux autres conditions de milieu.

- la dénitrification : la dénitrification paraît complète et rapide en anaérobiose totale; c'est la raison pour laquelle les fumures azotées sur plantes poussant dans l'eau sont apportées sous forme ammoniacale (cas du riz) : la dénitrification se limite alors à celle des nitrates qui ont pu se former au contact de l'air. Mais des pertes de nitrates restent possibles en sol ressuyé : si la vie microbienne est très intense, activée par exemple par aération (drainage), recalcification, apport de matières organiques fraîches, une dénitrification peut se déclencher : les nitrates apparaissent alors comme des donateurs d'oxygène suppléant l'oxygène libre insuffisant dans les moments de besoins aigus.

- la fixation symbiotique de l'azote. Sur solutions la nodulation reste possible en milieu très peu aéré, la fixation de l'azote exige par contre l'aérobiose. Les limites de pression d'oxygène compatibles avec cette activité ne sont pas précises et le problème n'est pas élucidé dans les sols : l'expérience montre simplement que certaines espèces, telle que la luzerne, ne résistent pas à l'excès d'humidité.

- la vie microbienne globale est probablement activée par l'alternance des phases oxydantes et réductrices, aussi bien dans ses processus destructeurs que synthétiques. Toutefois on ne trouve pas d'études systématiques dans ce domaine.

b - Application aux sols hydromorphes

Dans les sols hydromorphes peu exploités, généralement acides et chimiquement très pauvres (sols détritiques), la vie microbienne est ralentie. La minéralisation et la protéosynthèse sont limitées, la dénitrification est elle-même réduite. Ces sols ne contiennent pas d'azote minéralisable et très peu d'azote minéral.

A l'opposé, certains sols, bien que fréquemment ennoyés, peuvent, pour des raisons diverses, rester bien cultivés : dans de tels sols, qui présentent pourtant tous les caractères morphologiques d'une hydromorphie actuelle (cas de certains sols granitiques), il ne semble pas y avoir de "problème" particulier de l'azote.

Des observations systématiques sur ces deux "types" de sols hydromorphes font ressortir deux différences fondamentales :

1° - le passé cultural très extensif dans le premier cas, comprend des enfouissements de fumier, des retournements de prairie temporaire, de bonnes fertilisations dans le second.

2° - La structure du sol, à peu près "normale" dans le second cas est très dégradée dans le premier, compacté, tassé : cet état moins "aéré" du sol ressuyé correspond à une instabilité des agrégats à l'eau très marquée.

Il est possible que d'autres facteurs interviennent.

Ces observations sur le terrain complètent les données fondamentales du problème et viennent confirmer qu'il ne peut y avoir aucune loi générale de comportement de l'azote dans les sols hydromorphes.

Si l'on modifie les conditions de milieu par des interventions diverses, si l'on élimine l'excès d'eau et intensifie la culture d'un sol pauvre, il est certain que la vie microbienne se trouvera activée. Mais pendant cette période il n'est pas possible de prévoir, à l'échelle qui nous intéresse pour la plante, c'est-à-dire sensiblement à celle de la journée, les intensités respectives des différents processus microbiens dans leurs équilibres instables en continuelle évolution.

La minéralisation et la "réorganisation" ne paraissent pas absolument parallèles et il semble que la mise en culture d'un sol hydromorphe entraîne une protéosynthèse microbienne intense au détriment de la végétation. Mais seules des recherches complémentaires permettraient de clarifier ce problème complexe.

2. - L'Azote dans la plante

L'hydromorphie permanente ne permet pas l'existence des plantes de culture dans nos régions. Seuls, par conséquent, les cas d'ennoyages temporaires posent un problème pratique, réel. La mauvaise aération du milieu, l'accumulation de CO_2 et accessoirement la présence en période sèche d'horizons compactés, se répercutent sur la morphologie du système racinaire et sur son activité globale; la plante entière est handicapée dans sa croissance, sa sensibilité est elle-même variable avec son stade végétatif.

Ce déficit d'aération semble pouvoir être compensé par un niveau chimique N - P - K plus élevé mais cette compensation reste partielle et n'intervient pas en anaérobiose complète. Les limites d'efficacité ne sont pas bien précises et s'interfèrent notamment avec le stade végétatif de la plante.

L'absorption de l'azote constitue à première vue un cas particulier de l'absorption des ions; d'après des travaux récents, ce ne serait d'ailleurs pas leur absorption mais leur transfert qui ne se ferait pas normalement à partir de racines maintenues sous aération réduite.

Quoi qu'il en soit, le métabolisme de l'azote paraît beaucoup plus entravé que celui des autres ions; non seulement les nitrates semblent pouvoir être utilisés dans les divers processus d'oxydo-réduction internes mais la protéosynthèse elle-même, à partir de NH_4 , ne pourrait se faire normalement en l'absence d'oxygène, même si on arrive à faire pénétrer dans la partie aérienne de la plante une quantité à peu près normale d'azote minéral. Les données dans ce domaine sont encore peu nombreuses et les mécanismes en jeu non élucidés.

Des températures basses limiteraient aussi considérablement l'action de la réductase des nitrates; le réchauffement lent des sols humides à la sortie de l'hiver accuserait donc les troubles de la protéosynthèse dus au déficit d'oxygène.

L'alternance des conditions d'anaérobiose et d'aérobiose a été très peu étudiée; il semble cependant acquis qu'après un ennoyage, l'activité racinaire ne redevienne normale, une fois l'aérobiose rétablie, qu'après un certain laps de temps.

3. - Rapport Sol - Plante

Si l'on met à part le cas de plantes spéciales adaptées à la vie aquatique (riz), il est bien connu qu'un excès d'eau temporaire aboutit à des récoltes déficientes qui accusent notamment une faim aiguë d'azote; les céréales d'hiver y sont particulièrement sensibles.

Lorsque la structure du sol a été dégradée par cet excès d'eau, des apports substantiels d'engrais azoté sur le sol bien ressuyé ne donnent pas des résultats spectaculaires comme ailleurs; cette observation est si générale que certains auteurs se servent de la réaction des sols vis-à-vis des engrais azotés comme indices de structure.

Les pages qui précèdent permettent de préciser l'origine de cette faim d'azote due à un comportement particulier à la fois du sol et de la plante elle-même :

- dans le sol, il n'y a souvent plus d'azote "minéralisé" ni même minéralisable en fin d'ennoyage. Le ressuyage lent retarde la date normale des apports d'engrais. Ceux-ci, une fois semés, sont probablement bloqués par l'activité microbienne qui se déclenche vigoureusement dès que le sol se réchauffe, même si la réorganisation n'est pas encore complète. Cette absence d'azote minéral n'est pas due à la dénitrification.

- la plante elle-même semble aggraver la situation : ses racines, handicapées par l'ennoyage ne reprennent leur activité que lentement; l'absorption "active" est en partie limitée. Mais c'est surtout la protéosynthèse à partir de l'azote minéral absorbé qui paraît particulièrement entravée, tant que l'aération du milieu racinaire n'est pas redevenue normale. Les températures basses accusent le trouble.

On comprend, dans ces conditions, que l'apport de doses d'azote, même massives, ne résolve qu'imparfaitement le problème de la nutrition azotée des céréales dans de tels sols. Même des plantes très résistantes, comme celles de prairie, se dégradent rapidement. A l'opposé, les cultures d'été semées sur sol ressuyé et retravaillé peuvent être très belles si d'autres facteurs limitants n'interviennent pas.

Le problème de l'azote au printemps se pose de façon d'autant plus aiguë que la structure du sol est moins stable; c'est la lenteur du ressuyage et les conditions d'aération déficiente en milieu préalablement compacté par l'eau qui constituent le plus gros handicap pour la plante.

Ces différences de comportement à l'eau d'un sol à l'autre expliquent les résultats contradictoires obtenus dans les expérimentations en pots sur lesquels on réalise un ennoyage préalable au semis.

On comprend également que le drainage des sols hydro-morphes n'aient pas les mêmes effets partout; s'il permet un ressuyage franc et rapide, le comportement du sol et de la plante devient rapidement normal. La circulation de l'air entraîné par le réseau de drains, peut même arriver à compenser dans une certaine mesure la trop grande compacité de certains horizons. Mais si le réseau est mal conçu ou si le sol est trop dégradé, si le ressuyage reste trop lent, (cas des sols instables à l'eau) le problème de la fumure azotée des céréales d'hiver reste entier. Dans de tels sols, la seule solution valable, dans l'état actuel de nos connaissances, est d'exclure de telles cultures de la rotation, même après drainage. Le choix doit porter sur d'autres plantes dont les besoins intenses d'azote arrivent beaucoup plus tard, au moment où le sol est bien ressuyé.

B. - LES PROBLEMES QUI RESTENT A RESOUDRE

La solution préconisée sur le plan cultural dans l'état actuel des connaissances ne résoud pas le problème posé. Des recherches complémentaires paraissent indispensables, elles entrent d'ailleurs dans le cadre de disciplines différentes.

1) Physique du sol

Le problème de l'aération des sols est à reprendre, moins sous l'angle de la composition de l'atmosphère que sous celui de sa vitesse de renouvellement. Ce point est particulièrement à préciser

dans ses rapports avec la structure du sol, la stabilité à l'eau de ses agrégats et sa compacité. La période de ressuyage dans le cas des sols instables est fondamentale.

2) - Biochimie

Les intensités respectives de la minéralisation de la "réorganisation" sont à étudier :

- en conditions d'oxygénation réduite
- sous alternance d'anaérobiose et d'aérobiose.

Dans chaque cas, l'interaction avec le rapport C/N du sol et son niveau chimique sont à préciser. L'effet d'addition de matières organiques plus ou moins carbonées et de fumier est à reprendre systématiquement sous ces conditions d'aération particulières.

3° - Microbiologie

Une meilleure connaissance des variations de la flore et de son activité sous l'influence des variations d'aération et de pH compléterait utilement les études précédentes.

Le problème des légumineuses reste également à préciser, notamment l'efficacité probable de très faibles doses d'azote minéral, au moment du redémarrage des luzernes handicapées par une aération déficiente prolongée du milieu.

4° - Physiologie végétale

Les inconnues dans ce domaine sont particulièrement nombreuses, elles portent surtout sur les mécanismes intimes de la protéosynthèse dans des conditions d'aération réduite et sous alternance des conditions oxydantes et réductrices.

Dans l'attente d'études de base dans ces différents domaines, un solide programme d'expérimentation en vases de végétation devrait permettre de suivre, au moins dans ses résultats globaux, l'influence de l'état structural et d'ennoyages préalables sur la nutrition azotée des céréales.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABICHANDANI C.T. , PATNAIK S. 1955 - Mineralizing action of lime on soil nitrogen in waterlogged rice soils. Inst. Rice Comm. News Lett. 13, 11-13.
- ACHITOV M. 1961 - Revue relative à l'interaction entre le potassium et l'eau dans la plante. Revue Potasse III - 15 - (16 pages)
- AGAPOV A.I. , MOROUNOV N.I. - 1957 - The ration of the capillary and non capillary porosity of soil as a factor in the supply of water to plants. Pochvovedenie 12, 103-107.
- ALLISON F.E., DOETCH J.H., 1952 Nitrogen gas formation by interaction of nitrites and aminoacids Soil Sci. 74, 311-314.
- AMER F.M., BARTHOLEMEV W.V., 1951, Influence of oxygen concentration in soil on nitrification. Soil Sc. 71, 215-219.
- ANDREASEN R.C. 1952 Soil Oxygen evaluation by means of redox-potentials. Flor. Rev. 110, n° 2852-2829.
- AOMINE S., 1962 A review of research on redox potentials of paddy soils in Japon. Soil Sc. 94, 1, 6-13.
- BIRCH H.F., 1960 Nitrification in soils after different periods of dryness. Plant and Soil 12, 1, 81-96.
- BIRCH H.F., FRIEND M.T. 1956, Humus decomposition in East African Soils. Nature, 178, 500-501.
- BLACK C.A. , 1957 - Soil-plant relationships. Ed. J. Wiley and Sons Inc. New-York, 332 p.
- BOISCHOT P. - 1960 - Le rôle des microorganismes dans la fixation de l'azote du sol. Bull. A.F.E.S. , 10, 492-496.
- BOISCHOT P. et SYLVESTRE G., 1951 - Fixation de l'azote nitrique par les microorganismes décomposant les pailles de céréales dans le sol C.R. Acad. Sc. 232, 2253-2255.

- BOND G., 1951 - Symbiosis of leguminous plants and nodule bacteria.
IV - The importance of the oxygen factor in nodule formation and function.
Ann. Bot. 15, (n.s) 95-108
- de BOODT M, de LEENHER L. 1958 Soil Structure index and plant growth.
Ins. Symp. Structure Gand. 312-323.
- BORDEN F.Y. 1961 - Physical impedance as a factor limiting plant growth and root penetration into compact soils.
Diss. Abstr. 22, 13.
- BREAZEALE J.F., Mac GEORGE W.T., 1937 Studies on soil structure; some nitrogen transformation in puddled soils.
Ariz. Agr. Expt. Sta. Techn. Bull. 69, 225-252
- BREMNER J.M. , SHAW K. , 1958 - Denitrification in soil, Factors effecting denitrification. J. Agr. Sc. 51, 40-52.
- BROADBENT F.E. , 1948 - Some factors affecting nitrogen transformation and organic matter decomposition in soils.
Iowa St Coll. J. Sc. 23, 16-17
- BROADBENT F.E., 1951 - Denitrification in some California soils.
Soil Sci. 72, 129-137.
- BROADBENT F.E., BURGE W.D., NAKASHIMA T., 1960 Factors influencing the reaction between ammonia and soil organic matter.
7è Ciss. Madison II. 509-516.
- BROADBENT F.E., STOJANOVIC B.F. , 1952. The effect of partial pressure on some soil nitrogen transformations.
Soil Sc. Am. Proc. 16, 359-363
- BURRIS R.H. , 1959 Nitrogen Nutrition Ann. Rev. Plant. Physiol. 10, 301, 328.
- BURROWS W., CORDON T.C., 1936 - The influence of the decomposition of organic matter in the oxydation reduction potentials of soils.
Soil Sc. 42, 1-10.
- BURTON G.W., de VANE A.H., CARTER R.L., 1954 Root penetration distribution and activity in southern grasses measured by yield, drought symptoms and P^{32} uptake. Agron. J. 46, 229-233.

- BYRON T. SHAW 1952 (Ed.) Soil physical conditions and plant growth.
Ac. Press. Inc. New-York, 491 p.
- CADY F.B., BARTHOLEMEV W.V., 1960 Sequential products of anaérobic denitrification in Norfolk soil material.
Soil. Sc. Soc. Am. Proc. 24, 477-482.
- CADY F.B., BARTHOLEMEV W.V., 1961 - Influence of low pO_2 on denitrification processes and products.
Soil. Sc. Soc. Am. Proc. 25 5, 362-364.
- CALDER E.A., 1957 Features of nitrate accumulation in Uganda soils.
J. Soil Sc. 8, 60-72.
- CHAPMAN H.D., LIEBIG F.G., 1952 Field and laboratory studies of nitrites accumulation in soils.
Soil Sc. Am. Proc. 16, 276-282.
- CHEN H.K., CHOU C. 1961 - Investigations on nitrification and nitrifying organisms in rice field soils.
Acta ped. Sin Soils Fer. 1962, 2717
- CHERNENKOV A.T., 1949 - The effect of a temporary excess of moisture on the soil and on the plant growth. Pochvovedenie 473-483.
- CLARK F.E., BEARD W.E., 1960 - Influence of organic matter on volatile loss of nitrogen from soil. 7th Ciss Madison II, 501-508.
- CLINE R.A., ERICKSON A.E., 1959 The effect of oxygen diffusion rate of applied fertiliser on the growth, yield and chemical composition of peas. Soil Sc. Soc. Am Proc. 23, 5, 333-335.
- CORNFIELD A.H., 1952 - The mineralisation of the nitrogen of soils during incubation. Influence of pH, total nitrogen, and organic carbon contents.
J. Sc. Food Agric. "3", 343-349.
- CURRIE JA. 1961 - Gaseous diffusion in the aération of aggregated soils.
Soil Sc. 92, 40-45.
- DANIELSON R.E., RUSSEL M.B., 1957 Ion absorption by corn roots as influenced by moisture and aération.
Soil Sc. Soc. Am. Proc. 21, 3-6.
- DEANE F., WEBER, GAINNEY P.L. 1962 Relative sensitivity of nitrifying organisms to hydrogen ions in soils and solutions.
Soil Sci. 94, 3 - 138-145.

- DILOV C., HUNAG Te Min, 1961 - The effect of swamping on nitrogen exchange in young plant.
C.R. Ac. Bulg. Sci. 14, 5, 511-514.
- DOMMERGUES Y., 1960 Mineralisation de l'azote aux faibles humidités.
7è Ciss. Madison II, 672-678
- DROUINEAU G., LEFEVRE G., 1949 Première contribution à l'étude de l'azote minéralisable dans les sols.
Ann. Agr. 518-536.
- DUCHAUFOR Ph. 1960 Précis de Pédologie Ed. Masson Cie. Paris 438 p.
- ERICKSON A.E., Van DOREN, D.M. 1960 The relation of plant growth and yield to soil oxygen availability.
7è Ciss. Madison, III, 428-434 .
- FEODOROFF A., 1961 Capacité de rétention pour l'eau et structure du sol. C.R. Ac. Sci. 252, 4, 591-593
- FERGUSON T.P., BOND G., 1954 - Symbiosis of leguminous plants and nodule bacterie. V. The growth of red clover at different oxygen tensions.
Ann. Bot. Lond. 18, 385-396.
- FERRARI Th. J. , KUIPERS H. 1956 - Nitrogen supply and soil factors.
6è Ciss. Paris IV, 149-158.
- FLAIG W., SCHARRER K., JUDEL G.W., 1955 - Determination of the oxygen reduction potential of soil profil, en allemand (résumé angl. Soils Fert.
- FLOCKER W.J., NIELSEN D.J., 1962 The absorption of nutrient elements by tomato associated with levels of bulk density.
Soil Sc. Soc. Am. Proc. 26, 2, 183-185.
- FLOYD W.S., COOK R.L. , 1946 The effect of soil aeration, moisture and compaction on nitrification and oxidation and the growth of sugar beet following corn and legumes in pot cultures.
Soil. Sc. Soc. Am. Proc. 402-406.
- FOX R.L., LIPPS R.C., 1960, Distribution and activity of roots in relation to soil properties. 7è Ciss Madison, III, 260-267.
- GACHON L., 1959 - Diagnostic foliaire des céréales et détermination rationnelle de la fumure Ann. Agron. "3" 309-326.

- GASSER J.K.R., BLOOMFIELD C., 1955 - The mobilisation of phosphate in waterlogged soils. J. Of Soil Sc. 6, 219.
- GILBERT S.G., SHIVE J.W., 1942 The signifiante of oxygen in nutrient substrats for plants. I. The oxygen requirement. Soil Sc. 53, 142-152.
- GILBERT S.G., SHIVE J.W., 1945 - The importance of oxygen in the nutrients substrats for plants. Relation of the nitrate ion to respiration. Soil Sc., 59, 413-460.
- GINGRICH, J.R., RUSSEL M.P. 1956 - Effect of soil moisture and oxygen concentration on the growth of corn roots. Agron. J., 48, 517-520.
- GREENWOOD D. , 1961. The effect of oxygen concentration on the decomposition of organic materials in soils. Plant and Soil, 14, 360-376.
- GREENWOOD D.J., LEES H., 1960 Studies on the decomposition of amino-acide in soils; The anaerobic metabolism; Plant and Soil, 12, 69-80.
- HAGIN J., 1952- Influence of soil agregation on plant growth. Soil Sc. 74 - 471-475
- HAEIN J. 1956 - Utilisation of fertilizer nitrogen by plants in soils of of different structure. Plant and Soils, 8, 1, 33-41.
- HAMMOND L.C. , 1951 - The influence of oxygen and carbon dioside levels in the substrats upon potassium absorption by plants. Iowa St Coll. J. Sci. 25, 239-241.
- HAMMOND L.C., ALLAWAY W.H. et al. 1955 - Effects of oxygen and carbon dioxide levels upon absorption of potassium by plants. Hant Phys. 30, 155-161.
- HARMSSEN G.W., Van SCHREVEN D.A., 1955 - Mineralisation of organic nitrogen in soils. Adv. in Agr. 7, 299-398.
- HARRIS C.I. - ERICKSON H.T. et al. 1962, Water level control in organic soil, as related to subsidence rate, crop yield and response to nitrogen, Soil Sc. 94, 3, 158-161.
- HEBERT J., 1960 - Evolution hebdomadaire de l'azote minéral dn sol nu et sous culture pendant deux années dans le Nord de la France. 7è Ciss. Madison II, 82-90.

- HEGARTY M.P., 1962 - Nitrogen uptake and nitrogen transformation in plants. Comm. Bur. Pastures and Fields Crops Bull., 46 - 83-97.
- HIDDING A.P., BERG (Van der), 1960 - The relation between pore volume and the formation of root system in soil with sandy layers. 7è Ciss. Madison, I, 369-373.
- HILTBOLT A.E., ADAMS F., 1960 - Effect of nitrogen volatilisation on soil acidity changes due to applied nitrogen. Soil Sc. Soc. Am. Proc. 24, 45-47.
- HUGUET C., 1954. La fertilisation du riz. Ann. Agr. 5, 904-907.
- JAMISON V.C., DOMBY C.W., 1956 - The effect of a dense soil layer and varying airwater relations on the growth, root development and nutrient uptake of cotton in Commerce silt loam. Soil Sc. Soc. Am. Proc. 20, 447-553.
- JANSSON S.L., 1958 - Tracer studies on nitrogen transformations in soil with special attention to mineralisation - immobilisation relationships. Ann. Roy. Agr. Coll. Sweden, 24, 105-352.
- JANSSON S.L., CLARK F.E., 1952 - Loss of nitrogen during decomposition of plant material in the presence of inorganic nitrogen. Soil Sc. Soc. Amer. Proc. 16, 330-334.
- JEFFERY J.W.O. 1961 - Measuring the status of reduction of waterlogged soil. J. Soil Sc. 12, 317-325.
- JOLIVET E., HELIAS M. 1953 - Mineralisation à basse température de l'azote organique dans un sol du Finistère. C.R. Ac. Sc., 236, 1914-1916.
- JONES E.J., 1951 - Loss of elemental nitrogen from soils under anaerobic conditions. Soil Sc. 71, 193-195.
- KARBACH L., 1961 - Investigations on the oxidation and reduction conditions in a flooded organic soil. Landw. Forch. en allemand (résumé en anglais. Soils Fertil. n° 5, 333).
- KAUFMANN J., BOEQUEL G., TOUSSAINT P., 1956 - Influence de la matière organique sur le potentiel d'oxydo-réduction des terres. 6è Ciss. Paris, III, 447-452.

- KAWAGUCHI K., KITA D., 1956 - Effect of soil structure on the redox conditions of waterlogged soil and on the growth of rice in greenhouse. J. Sci. Soil. Tokyo, 27, 228-232, (Jap. résumé anglais).
- KIRHAM D., de BOODT M., de LEEHNER L. - 1958 - Air permeability at the field capacity as related to soil structure and yields. Proc. Int. Symp. on Soil Structure Gand, 377-391.
- KITA D., KAWAGUCHI K., - 1960 - The effects of the reduction of soil under waterlogged conditions and the dehydration of the reduced soil on soil structure. I. The stability of soil structure. Soil and Plant Food (Jap. résumé angl. 6, 190-191.
- KRAMER P.J., 1949 - Plant and Soil Water Relationships. Mc Graw Hill Book Comp. Inc. London. 349 p.
- LARSON W.E., 1954 - Response of sugar beets to potassium fertilisation in relation to soil physical and moisture conditions. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 18, 313-317.
- de LEEHNER L., de CAESTECKER K., 1958 - The influence of poor soil structure on growth and final yield of wheat. Int. Symp. Soil Struc. Gand 36-43.
- LEFEVRE G., HIROUX G., 1958 - Essai de bilan de la production d'azote minéral d'un sol en place Ann. Agr. 1, 23-50.
- LEFEVRE G., HIROUX G. - 1960 - Considération sur la minéralisation et l'utilisation des réserves azotées du sol. Ann. Agr. 2, 135-161.
- LETEY J. LUNT O.R., STOLZY L.H. et al. 1961 - Plant growth, water use and nutritional response to rhizosphere differentials of oxygen concentration. Soil. Sci. Soc. Amer. Proc., 25, 183-186.
- LETEY J. , STOLZY L.H., BLANCK G.B. , 1962 - Effect of duration and timing of low soil oxygen content on shoot and root growth. Agr. J., 54, 34-37.
- LOEWENSTEIN H., ENGELBERT L.E., ATTOE O.J. et al., 1957 - Nitrogen loss in gaseous form from soils as influenced by fertilizers and management. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 21, 397-400.

- LUTHIN J.M. - 1957 - (Ed.) Drainage of agricultural lands. Madison (Wisconsin) 620 p.
- MAYMARD J., COMBEAU A., 1960 - Effet résiduel de la submersion sur la structure du sol.
Afr. Soils, 5, 123-148.
- Mc CARITY J.W., GILMOUR C.M., BOLLEN W.B., 1958 - Use of an electrolytic respirometer to study denitrification in soil.
Canada J. Microbiol. 4, 303-316.
- Mr GREGOR A.J., 1953 - Phosphate movement and natural drainage.
J. of Soil Sci. 4, 1, 86-97.
- MARTIN A.F., 1962 - Nitrogen transformation in soil excluding dēnitri-fication.
Bull. 46, Commonw. Bur. of Past. and Field Crops, 72-82.
- MARTIN A.E., SKYRING G.W., 1962 - Losses of nitrogen from soil-plant system. Bull. 46 Commonw. Bur. of Past. and Field Crops 19-34.
- MARTIN J.P. - CHAPMAN H.D., 1951 - Volatilisation of ammoniac from surface fertilized soils. Soil Sci. 71, 25-34.
- MEREDITH H.L., PATRICK W.H., 1961 - Effects of soil compaction on subsoil root penetration and physical properties of three soils in Louisiana.
Agr. J. 53, 163-167.
- MICHAEL G., BERGMANN W. - 1954 - Carbone dioxide in soil and root growth. Z. Acker, 4 Pfl. Bau. 65, 180-194.
- MORAGHAN J.T. 1961 - Nitrate réduction in soils. Diss. Abstr. 22, 725-726.
- NOMMICK H. , 1956 - Investigations on denitrification in soils.
Acta Agr. Scand. 6, 195-228;
- NORRIS D.O., 1962 - The biology of nitroten fixation. Bull. 46, Comm. Eur. Past. and Field Crops. Harley, 113-129.
- OHLROGGE A.J., 1962 - Some soil Root-plant relationships. Soil Sci 1, 30-38.
- OS LEN S.R., WATANABE F.S., DANIELSON R.E., 1961 - Phosphorus absorption by corn roots as affected by moisture and phosphorus concentration
Soil Sci. Soc Amer. Proc. 25, 4, 289-294.

- PARR J.F., RENZER H.W. , 1959 - Organic matter decomposition as influenced by oxygen level and method of application to soil. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 23, 3, 214-216.
- PATRICK W.M.H., 1960 - Nitrate reduction rates in a submerged soil affected by redox potential.
7è Ciss. Wadison , II, 494-500
- PAVLOV A.N., 1960 - Effect of nitrogen fertilizers on active, absorption of water by maize.
Dokl. Akad. Nauk. 133, 702-705, (russe résum. angl.)
- PEEV Kh. V., 1959 - Development of root system of maize at a low soil moisture content. Dokl. S. Kh. Akad. Timiriazev. 46, 59-64, (Russe résum. angl.).
- PEPKOVITZ L.P., SHIVE J.W., 1944 - The importance of oxygen in the nutrient substrate for plant-ion absorption Soil. Sci. 57, 143-154.
- PERIGAUD S. , 1961 - Problèmes posés par le drainage et l'irrigation des sols de Brenne.
Ann. Agr. 12, (1) , 145-155
- PETERS D.B., RUSSEL M.B., 1960 - Ion uptake by corn seedlings as affected by temperature, ion concentration, moisture tension and moisture content.
7è Ciss. Madison , III, 457-466.
- PETINOV N.P., PAVLOV A.N., 1961 - Objective water uptake and transpiration in corn plant with reference to absorption of mineral compounds.
Inst. Pl. Phys. Ac. Sc. U.R.S.S. Moscou, 6, 888-896.
- PICHINOTY F., ORNANO L. 1961 - Sur le mécanisme de l'inhibition par l'oxygène de la dénitrification bactérienne.
Biochim. Biophys. Acta, 52, 2, 386-389.
- POCHON J. de BARJAC H., 1958, Traité de microbiologie des Sols. Applications Agronomiques. Ed. Dunod. Paris, 685 p.
- POCHON J, TCHAN T. et al. 1947 - Recherches sur les processus biologiques d'ammonification dans le sol. II. Ammonification et humification des terrains sableux.
Ann. Inst. Pr. 73, 118-121.

- POCHON J., TCHAN Y.T., 1950 - Humus et biologie des sols. Rev. Gle Bot. 57, 321-347.
- POCHON J., PLAISANCE, G. de BARJAC H. 1958 - Gleyification et débois déboisement en forêt du Jura. Incidences microbiologiques. Ann. Inst. Pr. 94, 226-229
- ROBINSON J.B.D., 1957 - The critical relationships between soil moisture content in the region of wilting point and the mineralisation of naturel soil nitrogen. J. Agr. Sci., 49, 100-105
- RODRIGO POLLARD, 1962 - Chemistry of waterlogged soils. I. Changes in oxydation reduction potentials of two soils on submergence Influence of pH on organic matter. J. Sc. of food and Agr. 1, 43-48.
- RUSSEL E.J., 1952 - Soil Conditions and plant growth. 8è Ed. revue par RUSSEL E.W., LONGMANS, GREEN and Co - London.
- SAKAI H., 1956 - The conditions affecting nitrite accumulation in soil. Res. Bull. 71, 21-31, (résum. angl.).
- SCHAEFFER R., 1961 - Sur la réduction dissimulatrice des nitrates dans les sols hydromorphes. C.R. Ac. Sci. t. 252, 2591-2593.
- SCOTT A.D., EVANS D.D. 1955 - Dissolved oxygen in saturated soil. Soil Sci Soc. Amer Proc. 19, 7, 12.
- SCOTT T.W. 1961 - The influence of several physical soil factors on the development and activity of plant root. Dist. Abst. 21, 35-86.
- SHALVEHET J., ZWERMANN P.J., 1958 - Nitrogen response of corn under variable conditions of drainage; a preliminary greenhouse study. Soil Sci. 85, 5, 255-260.
- SHALVEHET J., ZWERMANN P.J. - 1962 - Nitrogen response of corn under variable conditions of drainage; a lysimeter study. Soil Sci 93, 3, 172-182.
- SHANKS J.B., LAURIE L., 1950 - Rose root studies ; the optimum oxygen concentration of the soil atmosphere. Proc. Am. Soc. Hort. Sci., 499-503.
- SHAPIRO R.E., TAYLOR G.S., WOLK G.V., 1956 - Soil oxygen contents and ion uptake by corn Soil Sci. Soc. Am. Proc. 20, 193-197.

- SHARAPOV I.D., 1960 - Oxidation-reduction potentials in soils of a rice rotation. *Izn. Akad. Nauk, Kazakah, S.S.R. Ser. Bot, Pochvo-vedenie*, 3, 20-31.
- SHOJI S., MATSUMI 1961 - Chemical characteristics of peat soils. Non biological fixation of ammonia by peat soils and availability of the fixed ammonium. *Res. Bull. Hok. nat. Agr.* 76, 37-41, (res. angl.)
- SKAZLIN F.D., FERODOVA Yv. N., 1961 - Effect of nitrogen and of excess moistening of soil on some physiological processus and yield of barley in relation to its phasal development. *Dokl. Akad. Nauk.* 139, 1476-79. (res. angl.)
- SKERMAN V.B.D. , Mc RAE I.C., 1957 The influence of oxygen availability on the degree of nitrate reduction by *Pseudomonas dénitrificans*. *Canad J. Microb.*, 3, 505-530.
- SKIRING G.W., CALLOW B.J., 1962 - The physiology and biochemistry of nitrification and denitrification. *Bull.* 46, Commonw. Bur of Past. and Field Crops. 56-71.
- SMITH D.H., CLARK F.E., 1960 - Volatile losses of nitrogen from acid and neutral soils or solutions containing nitrite and ammonium ions. *Soil Sci*, 90, 86-92
- SYLVESTRE G. , BOISCHOT P. 1953 - Fixation de l'azote minéral par les microorganismes au cours de la décomposition des matières organiques dans le sol. *C.R. Aca. Sc. t.* 297, 95-97.
- TAKAI Y., KOYAMA T., KAMURA T. 1956 - Microbiological studies on the reduction processes of paddy soils. *6e Ciss. Paris R.* 527-531
- THOMPSON F.B., ELIOTT IL., 1950 - The development of Waikato peat soils. *N.Z. J. Sci. Tech.* 31, 6, 1-16 (res. angl.)
- VEIHMEYER F.J., HENDRICKSON A.H., 1948, Soil density and root penetration. *Soil Sci.* 65, 485-493.
- VINCENT J.M., 1954 - The root nodule bacteria of pasture legumes. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 79, 4-32.
- VIRTANEN A.I., Von HAUSEN S., 1935, Investigations on the root nodule bacteria of leguminous plants. XVI, Effect of air content of the medium on the function of the nodule and on the excretion of nitrogen. *J. Agr. Sci.*, 25, 278-279.

- VIRTANEN A.T., Von HAUSEN, 1936 - Investigations on the root nodule bacterie of leguminous plants. XVII. Continued investigations on the effect of air content of the medium on the development and function of the nodule.
J. Agr. Sci. 26, 281-287.
- VOERHOEVEN W., 1956 Symposium on inorganic nitrogen metabolism.
Ed. Mc Elroy and B. Glass. 61, Baltimore 728 p.
- WAKSMAN S.A. 1931 - Principes de microbiologie du sol. (traduction de G. LEFEVRE, St. Agr. Antibes 903 p.)
- WEAVER J.E., DARLAND R.W., 1949 - Quantitative study of root systems in different soil types.
Science 110, 164-165.
- WEAVER J.E., DARLAND R.W., 1949 Soil root relationships of certain native grasses in various soil types. Ecol. Mon. 19, 303-338.
- WIERSUM L.K., 1958 - Velocity of nutrient uptake by excised roots as governed by the soil solution. Ciss. Hambourg 169-173.
- WIERSUM L.K. 1960 - Some experiences in soil aeration measurements and relationships to depth of rooting.
J. Agr. Sci., 8, 4, 245-252.
- WIJLER , DELMICHE C.C. 1954, Investigations on the denitrifying process in soil.
Plant and Soil 5, 155-169.
- WILKLERT P., 1960 Studies on root development of some utility crops with special reference to soil structure.
Grundforbatring, 13, 113-148, Suéd. (res. angl).
- WILLIAMS D.E., VLAMES J., 1962 - Differential cation and anion absorption as affected by climate.
Plant Phys. 37, 198-202.
- WILSON P.W., FRED E.B., 1937 - Mechanism of symbiotic nitrogen fixation, II : The pO_2 function
Proc. Nat. Acad. Sci., 503-508.
- WINOGRADSKY S. - 1949 - Microbiologie du sol. Problèmes et Méthodes. Masson Cie Ed. 861 p.
- WOODFORD E. , GREGORY F.G., 1948 - Preliminary results obtained with an apparatus for the study of salt uptake and root respiration of whole plant . Ann, Bot. London, n.s. 12, 335-370.

YAMANE I., 1957 - Nitrate reduction and denitrification in flooded soils.
Soil and Plant Food., 3, 100-103

YAMANE I., 1958 - Metabolism in muck paddy soil. I - Formation of
ammonium nitrogen and gases as the end products of microbial
activity and its change by the pretreatment of soil.
Sci. Rep. Res. Inst. Tokoku Univ. Dvol. 9, 1, 69-83.

ZIMMERMAN R.P., KARDOS L.T., 1961 Effect of bulk density on root
Growth.
Soil Sci 91, 280-288

ZSOLDOS H., 1959 - The effect of floodint on the utilization of various
nitrogen compounds by young rice plants.
Novenyt. 8, 125-130, (res. angl.).

